

Respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Guillermo Ariel García

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2008
Magister en Producción Vegetal - Universidad de Buenos Aires - 2012

Lugar de trabajo: Cátedra de Cerealicultura, Departamento de Producción Vegetal, e
IFEVA-CONICET, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Daniel Julio Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad d Buenos Aires, Argentina)

Co-director

Román Augusto Serrago

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad d Buenos Aires, Argentina)

Consejero de Estudios

María Fernanda Dreccer

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Magister Scientiae in Crop Science (Wageningen University, Holanda)

Doctor of Philosophy (Wageningen University, Holanda)

JURADO DE TESIS

JURADO

Pablo Antonio Calviño

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Doctor en Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina)

JURADO

Armen Ricar Kemanian Chakerian

Ingeniero Agrónomo (Universidad de la República, Uruguay)

Doctor of Philosophy (Washington State University, Estados Unidos)

JURADO

Juan Pablo Monzon

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina)

Doctor en Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina)

Fecha de defensa de la tesis: 15 de MARZO de 2017

A Rena y Feli, a mi familia, y a mis amigos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco enormemente a todos aquellos que directa o indirectamente contribuyeron en la realización de este Doctorado.

Gracias a mi comité consejero, Daniel Miralles, Román Serrago y Fernanda Dreccer. Dani, gracias por “soportarme” durante casi una década (tesis de Grado, de Maestría y ahora Doctorado), brindándome todos tus conocimientos y, especialmente, tu generosidad. Gracias por darme la posibilidad de vincularme con reconocidos investigadores e instituciones, aspecto relevante en mi formación. Gringo, sin palabras, co-director, compañero de oficina y fundamentalmente amigo. Marche un bronce por tu ayuda, consejos y “aguante”. Fer, gracias por aceptar guiarme en esta etapa de mi formación e invitarme a Toowoomba. Interactuar contigo enriqueció notablemente este trabajo y disparó muchas ideas. Aprovecho aquí para agradecer a otro gran amigo, Ignacio Alzueta, quien me ayudó notablemente en cada uno de los experimentos de la tesis. Gracias vasco.

Gracias a todos los integrantes de la cátedra de Cerealicultura, por su afecto y ayuda durante toda esta etapa. Gracias, también, a los integrantes de las cátedras “vecinas” de Producción Vegetal y de Cultivos Industriales, con quienes he compartido mucho tiempo. Muchas gracias a todos los que día a día me dieron una mano enorme y compartieron conmigo no solo discusiones de resultados, sino también mates, asados (y fútbol): Nacho, Pato, Pepe, Juani, Luis, Victor, Nico, Ale, Robín, Romi, Belén, Carlina, Daniela, Ginna, Florencia, Negro, Beto, Euge, Magui, y Coni. Además, quiero agradecer a Juan Fuentes, Adrián Otero, Silvina Enciso, Giselle Antonuccio y Leandro Cobacho por su ayuda en los experimentos a campo y en los análisis de laboratorio. Destaco la colaboración de Daniel Rotundo, Juan Pablo Martín, Fernando Marelli, Patricio Munilla Leguizamón y Javier Peregalli, quienes durante sus tesis de Grado me ayudaron en la conducción de los ensayos a campo. Agradezco también a Juani Rattalino, Luis Mayer, María Otegui y José Cavasassi por sus consejos y/o ayuda con los sistemas de calentamiento.

Gracias a Pablo Calviño, Armen Kemanian y Juan Pablo Monzon por tomarse el tiempo de evaluar mi tesis y entregarme valiosos aportes. Agradezco también a Antonio Hall, Tony Fischer, Justin Fainges, Neil Huth, Jairo Palta, Gabriela Abeledo, Jens Berger, Bangyou Zheng, M. Elena Fernández Long, Deborah Rondanini, Guillermo Podestá, Federico Schmidt, Federico Bert y Matías Ermacora por estar dispuestos a discutir ideas y resultados, ayudarme con algunos análisis y/o facilitarme información.

Gracias al CONICET por otorgarme la beca con la cual pude financiar mi Doctorado, y a la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires por brindarme el espacio físico para su realización. Agradezco también a los proyectos de investigación PICT RAICES 1846 y 1245, UBACyT 20020100100588, PIP 11220130100624CO, y PDTS-UBA, a partir de los cuales obtuve fondos para realizar experimentos y participar de reuniones científicas, y al CSIRO y la fundación Crawford por financiar parte de las dos estadías que realicé en Australia.

Gracias a mis padres Mónica y Alberto, a mis hermanos Maxi y Lucas, a mi tía Pocha, a mis amigos Gastón y Danilo, y especialmente a Rena, por apoyarme en todo momento y decisión.

¡Muchas gracias a todos!

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Guillermo A. García

Publicaciones derivadas de la tesis

García, G.A., Dreccer, M.F., Miralles, D.J., Serrago, R.A., 2015. High night temperatures during grain number determination reduce wheat and barley grain yield: a field study. *Global Change Biol.* 21, 4153-4164.

García, G.A., Serrago, R.A., Dreccer, M.F., Miralles, D.J., 2016. Post-anthesis warm nights reduce grain weight in field-grown wheat and barley. *Field Crops Res.* 195, 50-59.

García, G.A., Miralles, D.J., Serrago, R.A., Alzueta, I., Huth, N., Dreccer, M.F. Warm nights in the Argentine Pampas: modelling its impact on wheat and barley yield shows yield reductions. *Enviado a Agric. Sys.* (AGSY_2017_299).

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS.....	ix
ÍNDICE DE FIGURAS.....	x
Abreviaturas.....	xvi
Resumen.....	xviii
Abstract.....	xix
 CAPÍTULO 1. Introducción general.....	 1
1.1. Planteo del problema y revisión antecedentes	3
1.1.1. Escenarios climáticos y relevancia de los cultivos de trigo y cebada	3
1.1.2. Fisiología del rendimiento en cultivos de trigo y cebada.....	4
1.1.3. Procesos fisiológicos afectados por variaciones en la temperatura nocturna en los cultivos de trigo y cebada	7
1.1.4. Generación de información útil para diseñar estrategias de adaptación: utilidad de experimentos a campo y modelos de simulación de cultivos	11
1.2. Objetivos e hipótesis del trabajo	13
1.2.1. Objetivo general.....	13
1.2.2. Objetivos específicos	13
1.2.3. Hipótesis y predicciones	13
1.3. Estructura de la tesis	14
 CAPÍTULO 2. Noches más cálidas durante el período crítico: impacto sobre la determinación del rendimiento en trigo y cebada.....	 15
2.1. Introducción	17
2.2. Materiales y métodos	18
2.2.1. Condiciones experimentales y manejo del cultivo.....	18
2.2.2. Mediciones y análisis	20
2.3. Resultados.....	22
2.3.1. Ambientes fototermales e incremento de la temperatura nocturna	22
2.3.2. Impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre la fenología, el rendimiento y sus componentes	24
2.3.3. Impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre los determinantes fisiológicos del número de granos.....	27
2.4. Discusión.....	32
2.4.1. Sensibilidad del número de granos frente al incremento de la temperatura nocturna: ¿Desarrollo, crecimiento o partición de biomasa?	32
2.4.2. Sensibilidad del rendimiento frente al incremento de la temperatura nocturna: importancia del período crítico	35
2.5. Conclusiones	36
 CAPÍTULO 3. Noches más cálidas durante el llenado de granos: impacto sobre la determinación del rendimiento en trigo y cebada.....	 39
3.1. Introducción	41
3.2. Materiales y métodos	42
3.2.1. Condiciones experimentales y manejo del cultivo.....	42
3.2.2. Mediciones y análisis	42
3.3. Resultados.....	44
3.3.1. Condición de los cultivos previo al incremento de la temperatura nocturna y características de este ambiente térmico.....	44
3.3.2. Impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre el rendimiento y la determinación del peso de granos.....	49
3.4. Discusión.....	57
3.4.1. Sensibilidad del rendimiento frente al incremento de la temperatura nocturna: contribución del peso de grano	57
3.4.2. Sensibilidad del peso de grano frente al incremento de la temperatura nocturna: ¿Efecto directo o indirecto de la temperatura?	58

3.4.3. Sensibilidad del rendimiento frente al incremento de la temperatura nocturna: respuesta de la tasa de desarrollo a la temperatura	59
3.5. Conclusiones	61
CAPÍTULO 4. Noches más cálidas en la Región Pampeana: impacto sobre el rendimiento de trigo y cebada y posibles estrategias de adaptación.....	63
4.1. Introducción	65
4.2. Materiales y métodos	66
4.2.1. Región Pampeana: sitios representativos y series climáticas históricas	66
4.2.2. Simulación de fenología y rendimiento de cultivos de trigo y cebada con series climáticas históricas: modelos APSIM	67
4.2.3. Tendencias climáticas históricas: análisis estacional y dependiente de la fenología del cultivo	73
4.2.4. Respuesta del cultivo a variaciones en las temperaturas mínimas históricas.....	73
4.2.5. Series climáticas sintéticas.....	74
4.2.6. Simulación de fenología de cultivos de trigo y cebada con series climáticas históricas y sintéticas: modelos CRONOS©.....	75
4.3. Resultados.....	76
4.3.1. Tendencias térmicas observadas en la Región Pampeana, impacto sobre el rendimiento y la fenología simulada de trigo y cebada.....	76
4.3.2. Respuesta del rendimiento y la duración del período crítico a variaciones en la temperatura mínima durante la etapa	83
4.3.3. Cambios en la fecha de siembra y cultivar en escenarios más cálidos	86
4.4. Discusión.....	90
4.4.1. Incremento de la temperatura nocturna durante etapas fenológicas relevantes para trigo y cebada en la Región Pampeana.....	90
4.4.2. ¿Cuán sensible es el rendimiento de trigo y cebada al incremento de la temperatura nocturna en la Región Pampeana?	91
4.4.3. Posibles estrategias de adaptación frente a incrementos de la temperatura nocturna en la Región Pampeana.....	93
4.5. Conclusiones	95
CAPÍTULO 5. Conclusiones generales	97
5.1. Contexto de la problemática abordada.....	99
5.2. Respuesta del rendimiento de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas: relevancia del desarrollo del cultivo.....	100
5.3. Implicancias para investigaciones futuras.....	105
5.3.1. Respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas bajo diferente disponibilidad de agua y nutrientes	106
5.3.2. Variabilidad inter e intra-específica en la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas: rol de la tasa de desarrollo	106
5.3.3. Susceptibilidad a heladas de cultivos de trigo y cebada expuestos a mayores temperaturas nocturnas	107
BIBLIOGRAFÍA	109

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Efecto del ambiente fototermal (AF), el cultivo (C) y el régimen de temperatura nocturna (TN) durante el período crítico sobre el rendimiento, el tiempo entre emergencia y antesis (DC11-DC65; Zadoks et al., 1974), el número de granos por unidad de área (NG), el peso promedio de grano (PG), el número de espigas por unidad de área (NE), el número de granos por espiga (NGE), la biomasa aérea acumulada durante todo el ciclo del cultivo (BA) y el índice de cosecha (IC). Un resumen de los resultados del ANOVA (parte inferior del cuadro) muestra el nivel de significancia de los efectos principales y sus interacciones.	26
Cuadro 2.2. Efecto del ambiente fototermal (AF), el cultivo (C) y el régimen de temperatura nocturna (TN) durante el período crítico sobre la duración del período crítico (DPC), radiación fotosintéticamente activa diaria incidente (RFA_{PC}), la fracción de RFA_{PC} interceptada por el canopeo ($F_{RFA,PC}$), la eficiencia en el uso de la radiación (EUR_{PC}), la partición de biomasa a espiga (PBE), la eficiencia reproductiva (ER), la RFA_{PC} interceptada y acumulada ($RFAIA_{PC}$), y la biomasa aérea acumulada (BA_{PC}) durante el período crítico. Se incluyen las temperaturas mínima ($T_{min,PC}$), media ($T_{media,PC}$) y máxima ($T_{max,PC}$) promedio durante el periodo crítico. Un resumen de los resultados del ANOVA (parte inferior del cuadro) muestra el nivel de significancia de los efectos principales y sus interacciones.....	28
Cuadro 3.1. Fenología y clima explorado desde emergencia hasta 10 días post-antesis (i.e. desde DC11 hasta DC65+10d; Zadoks et al., 1974), y performance de los cultivos de trigo y cebada previo al comienzo del calentamiento nocturno (i.e. DC65+10d). Un resumen de los resultados del ANOVA (parte inferior del cuadro) muestra el nivel de significancia de los efectos principales, ambiente fototermal (AF) y cultivo (C), y su interacción. La información sobre las condiciones ambientales durante los experimentos fue detallada en el capítulo 2.	46
Cuadro 3.2. Efecto del ambiente fototermal (AF), el cultivo (C) y el régimen de temperatura nocturna (TN) desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica (i.e. DC65+10d-DC90; Zadoks et al., 1974) sobre el rendimiento, el número de granos por unidad de área (NG), el número de espigas por unidad de área (NE), el número de granos por espiga (NGE), y el peso promedio de grano (PG) y sus determinantes, duración efectiva (DELL) y tasa de llenado (TLL). Se incluyen las temperaturas mínima (T_{min}), media (T_{media}) y máxima (T_{max}) promedio durante DC65+10d-DC90. Un resumen de los resultados del ANOVA (parte inferior del cuadro) muestra el nivel de significancia de los efectos principales y sus interacciones.	50
Cuadro 4.1. Calibración del cultivar de trigo ('Baguette 601') y cebada ('Scarlett') utilizado en las simulaciones con APSIM versión 7.7 (Holzworth et al., 2014). Se detallan el cultivar sobre el que se basó la calibración y el valor asignado a los parámetros modificados en cada caso.	68
Cuadro 4.2. Coordenadas geográficas, tipo de suelo (SoilSurveyStaff, 2014), fechas de siembra para los cultivares de trigo y cebada utilizados, en base a la fecha óptima de antesis (DC65; Zadoks et al., 1974) calculada, y valores promedio de temperaturas mínima (T_{min}) y máxima (T_{max}) y de radiación solar incidente (RS) para el trimestre septiembre-octubre-noviembre durante el período 1961-2014, para cada una de las localidades representativas de la Región Pampeana (ordenadas de norte a sur). La línea discontinua separa la región en norte y sur (detallado en la sección 4.2.2).	70
Cuadro 4.3. Rendimiento potencial y duración del período crítico promedio en cultivos de trigo y cebada simulados con APSIM en un suelo representativo y fecha de siembra óptima (detallado en el Cuadro 4.2), y temperatura mínima promedio (T_{min}), temperatura máxima promedio (T_{max}) y radiación solar incidente promedio (RS) del período crítico para el período 1961-2014 en cada una de las localidades representativas de la Región Pampeana (ordenadas de norte a sur). Se indica la media y el error estándar en cada caso. La línea discontinua separa la región en norte y sur (detallado en la sección 4.2.2). El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.	78

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1. Niveles de organización biológica relevantes para la agricultura (adaptado de Sadras y Richards, 2014), abordados por dos formas de estudio, la reducción o la integración funcional (adaptado de Passioura, 2010). Se indica (i) la respuesta a variaciones de temperatura de procesos fisiológicos a nivel de órgano o individuo como diferenciación de órganos (D), fotosíntesis (F) o respiración (R), para una especie de metabolismo C3 como trigo o cebada (adaptado de Slafer y Rawson, 1995b; Stone, 2001; Porter y Semenov, 2005; Lambers et al., 2008), y (ii) la necesidad de generar conocimiento sobre la respuesta a variaciones de temperatura nocturna de procesos de desarrollo, crecimiento y partición a nivel de cultivo.9
- Figura 2.1. Fotografía de las carpas de calentamiento especialmente diseñadas y construidas para incrementar la temperatura nocturna en cultivos de trigo y cebada. La fotografía fue tomada al atardecer, minutos antes de las 19h (horario de inicio del tratamiento).....20
- Figura 2.2. Dinámica de la temperatura media diaria y de la radiación fotosintéticamente activa diaria incidente (RFA) durante 2011 (fecha de siembra tardía) y 2013 (fecha de siembra temprana). Se indican los momentos de ocurrencia de eventos fenológicos importantes (fecha promedio de 3 repeticiones) durante el ciclo de los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos), tanto calentados (símbolos llenos) como no calentados (símbolos vacíos). Eventos fenológicos (Zadoks et al., 1974) indicados: emergencia (DC11), tercer nudo detectable (DC33), antesis (DC65) y madurez fisiológica (DC90) del cultivo.23
- Figura 2.3. Dinámica de la temperatura ambiente mínima (Tmin.A) y máxima (Tmax.A) diaria, y de la mayor temperatura mínima diaria (Tmin.M) durante el período crítico en 2011 (fecha de siembra tardía) y 2013 (fecha de siembra temprana). Tmin.M se calculó como Tmin.A más el incremento de la temperatura nocturna alcanzada cada día de tratamiento. El período crítico corresponde a la etapa entre tercer nudo detectable y 10 días post-antesis (i.e. desde DC33 hasta DC65+10d; Zadoks et al., 1974) tanto en trigo como en cebada. Se indica el final de dicho período (fecha promedio de 3 repeticiones) en los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos), tanto calentados (símbolos llenos) como no calentados (símbolos vacíos), durante 2011 (símbolos grises) y 2013 (símbolos negros). Se incluye además (inset) la relación entre Tmin.M y Tmin.A registradas a la altura de la espiga o tope del canopeo (previo a espigazón) durante el período de calentamiento. La línea continua indica la relación 1:1, y la punteada el incremento promedio de la temperatura nocturna logrado (ca. 3.9 °C), el cual fue similar entre cultivos ($p = 0.35$) y ambientes fototermales ($p = 0.29$). Los incrementos por sobre el umbral deseado fueron debido a aspectos imponderables del sistema de calentamiento; mientras que los casos nulos (5 días en 2011 y 2 días en 2013) fueron días en los que ocurrieron fuertes tormentas y se dañó el sistema o directamente no se colocaron las carpas.24
- Figura 2.4. Relación entre la radiación fotosintéticamente activa diaria incidente (RFA) interceptada y acumulada durante el período crítico y (a) la duración de la etapa, (b) la RFA promedio durante la etapa (RFAPC), o (c) la fracción de RFAPC interceptada por el canopeo durante la etapa (FRFA.PC). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) calentados (símbolos llenos) o no calentados (símbolos vacíos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). Se indica además la ordenada al origen, la pendiente, el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente al análisis de cada año (i.e. ambiente fototermal) por separado.29
- Figura 2.5. Respuesta (a) del número de granos por unidad de área, (b) la duración del período crítico (DPC) o (c) la eficiencia en el uso de la radiación durante la etapa (EUR_{PC}) a la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. A fin de poder comparar los cultivos, el valor de cada atributo se relativizó al promedio del cultivo correspondiente en todos los escenarios (i.e. dos ambientes fototermales con dos regímenes de temperatura nocturna cada uno). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) calentados (símbolos llenos) o no calentados (símbolos vacíos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). Se indica la sensibilidad del

atributo (i.e. la pendiente), el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente. En todos los casos, trigo y cebada no mostraron una respuesta estadísticamente diferente, entonces se utilizó una única regresión para ambos cultivos.....31

Figura 2.6. Respuesta del rendimiento a la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. A fin de poder comparar los cultivos, el valor de cada atributo se relativizó al promedio del cultivo correspondiente en todos los escenarios (i.e. dos ambientes fototermiales con dos regímenes de temperatura nocturna cada uno). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) calentados (símbolos llenos) o no calentados (símbolos vacíos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). Se indica la sensibilidad del atributo (i.e. la pendiente), el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente. Trigo y cebada no mostraron una respuesta estadísticamente diferente, entonces se utilizó una única regresión para ambos cultivos.32

Figura 2.7. Contraste en la duración del período crítico (DPC) calculada en unidades de tiempo térmico entre cultivos calentados (i.e. mayor temperatura nocturna) y no calentados (i.e. temperatura nocturna ambiente). Cada punto, obtenido a partir del promedio de 3 repeticiones de cultivos calentados (error estándar horizontal) y 3 de no calentados (error estándar vertical), corresponde a trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). La temperatura base utilizada fue de 4.5 °C (Fischer, 1985). La línea discontinua indica la relación 1 a 1 y la cruz la diferencia mínima significativa entre tratamientos (Tukey, $\alpha = 0.05$).34

Figura 3.1. Dinámica de la temperatura ambiente mínima (Tmin.A) y máxima (Tmax.A) diaria, y de la mayor temperatura mínima diaria (Tmin.M) durante post-antesis para los cultivos de trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho) durante 2011 (fecha de siembra tardía, panel superior) y 2013 (fecha de siembra temprana, panel inferior). Tmin.M se calculó como Tmin.A más el incremento de la temperatura nocturna alcanzada cada día de tratamiento. Las líneas verticales indican el comienzo del calentamiento nocturno, i.e. 10 días post-antesis (DC65+10d; Zadoks et al., 1974). Se indica el momento (fecha promedio de 3 repeticiones) de madurez fisiológica (DC90; Zadoks et al., 1974) en cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos), tanto calentados (símbolos llenos) como no calentados (símbolos vacíos), durante 2011 (símbolos grises) y 2013 (símbolos negros). Se incluye además (inset) la relación entre Tmin.M y Tmin.A registradas a la altura de la espiga durante el período de calentamiento. La línea continua indica la relación 1:1, y la punteada el incremento promedio de la temperatura nocturna logrado (ca. 4.9 ± 0.2 °C en 2011 y 3.4 ± 0.3 °C en 2013), el cual fue similar entre cultivos ($p = 0.61$). Los casos nulos (3 días en cada ambiente) fueron días en los que ocurrieron fuertes tormentas y se dañó el sistema o directamente no se colocaron las carpas.48

Figura 3.2. Respuesta (a) del peso de grano promedio, (b) la duración efectiva del llenado o (c) la tasa de llenado a la temperatura nocturna promedio desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica (i.e. desde DC65+10d hasta DC90; Zadoks et al., 1974). Se incluye además (inset en a) la respuesta a la temperatura nocturna del rendimiento. A fin de poder comparar los cultivos, el valor de cada atributo se relativizó al promedio del correspondiente cultivo en todos los escenarios (i.e. dos ambientes fototermiales con dos regímenes de temperatura nocturna cada uno). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) calentados (símbolos llenos) o no calentados (símbolos vacíos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). Se indica la sensibilidad del atributo (i.e. la pendiente), el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente. En todos los casos, trigo y cebada no mostraron una respuesta estadísticamente diferente, entonces se utilizó una única regresión para ambos cultivos.51

Figura 3.3. Respuesta del peso de grano individual de diferentes posiciones de la espiga de trigo (izquierda) y cebada (derecha) a la temperatura nocturna promedio desde 10 días post-antesis

hasta madurez fisiológica (i.e. desde DC65+10d hasta DC90; Zadoks et al., 1974). A fin de poder comparar granos de diferentes posiciones, el valor de cada grano se relativizó al promedio del cultivo correspondiente en todos los escenarios (i.e. dos ambientes fototermales con dos regímenes de temperatura nocturna cada uno). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a granos proximales de espiguillas apicales (Ap.P, triángulos), centrales (Ct.P, cuadrados) o basales (Bs.P, triángulos invertidos), o (solo en el caso de trigo) granos distales de las espiguillas centrales (Ct.D, círculos), en cultivos bajo diferente régimen de temperatura nocturna, i.e. temperatura nocturna ambiente (TNA_{LL}, símbolos vacíos) y mayor temperatura nocturna (MTN_{LL}, símbolos llenos), durante 2011 (símbolos grises) y 2013 (símbolos negros). Se indica la sensibilidad del atributo (i.e. la pendiente), el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente. En ambos cultivos, los granos de diferentes posiciones no mostraron una respuesta estadísticamente diferente, entonces se utilizó una única regresión para todas las posiciones de granos. Los Ap_P de trigo fueron excluidos del análisis dado que no tuvieron una respuesta significativa al incremento de temperatura nocturna.52

Figura 3.4. Contraste entre cultivos bajo diferente régimen de temperatura nocturna desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica (i.e. desde DC65+10d hasta DC90; Zadoks et al., 1974), i.e. temperatura nocturna ambiente (TNA_{LL}) y mayor temperatura nocturna (MTN_{LL}), en términos de (a, d) peso de grano individual y sus determinantes, (b, e) duración efectiva del llenado de granos y (c, f) tasa de llenado de granos, en diferentes posiciones de la espiga. Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a granos proximales de espiguillas apicales (Ap.P, triángulos), centrales (Ct.P, cuadrados) o basales (Bs.P, triángulos invertidos), o (solo en el caso de trigo) granos distales de las espiguillas centrales (Ct.D, círculos), en cultivos bajo diferente régimen de temperatura nocturna, durante 2011 (símbolos grises) y 2013 (símbolos negros). Se indica la relación 1:1 (línea continua) y variaciones de $\pm 10\%$ (líneas discontinuas) en cada sub-figura.53

Figura 3.5. Contenido de carbohidratos solubles en agua en tallos al comienzo, i.e. 10 días post-antesis (DC65+10d; Zadoks et al., 1974), y al final, i.e. (DC90; Zadoks et al., 1974), del calentamiento nocturno en cultivos de trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho) bajo diferentes regímenes de temperatura nocturna desde DC65+10d hasta DC90, i.e. temperatura nocturna ambiente (TNA_{LL}) y mayor temperatura nocturna (MTN_{LL}), durante 2011 (barras grises) y 2013 (barras negras). Cada barra corresponde a 6 (DC65+10d) o 3 (DC90) mediciones con su correspondiente error estándar. En DC65+10, previo al inicio del calentamiento nocturno, todos los cultivos se encontraban en la misma condición (i.e. TNA_{LL}). Se indica además el efecto del régimen de temperatura nocturna sobre el contenido de carbohidratos solubles en DC90 (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo).55

Figura 3.6. Dinámica del porcentaje área foliar verde (promedio de las tres hojas superiores del canopeo, panel superior) y la concentración de carbohidratos solubles en agua en tallos (panel inferior) durante el período de calentamiento nocturno, i.e. desde 10 días post-antesis (línea vertical discontinua) hasta madurez fisiológica (i.e. desde DC65+10d hasta DC90; Zadoks et al., 1974), en cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) bajo diferentes regímenes de temperatura nocturna, i.e. temperatura nocturna ambiente (TNA_{LL}, símbolos vacíos) y mayor temperatura nocturna (MTN_{LL}, símbolos llenos), durante 2013. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar. Las evoluciones de ambos atributos son representadas en (a, c, e, g) días calendarios y en (b, d, f, h) unidades de tiempo térmico luego de DC65, con el fin de evaluarlas con y sin el impacto de la temperatura sobre el desarrollo del grano, respectivamente. Las temperaturas base utilizadas fueron 8.2 °C para trigo (Slafer y Savin, 1991) y 7.5 °C para cebada (Gualano y Benech-Arnold, 2009). En la parte inferior de la figura se indica el momento de ocurrencia (fecha promedio de 3 repeticiones) de DC90.56

Figura 3.7. Contraste en la duración del llenado de granos (DLL) calculada en unidades de tiempo térmico entre cultivos calentados (i.e. mayor temperatura nocturna) y no calentados (i.e. temperatura nocturna ambiente). Cada punto, obtenido a partir del promedio de 3 repeticiones de cultivos calentados (error estándar horizontal) y 3 de no calentados (error estándar vertical),

corresponde a trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). La temperatura base utilizada fue de 8.2 °C en trigo (Slafer y Savin, 1991) y 7.5 °C en cebada (Gualano y Benech-Arnold, 2009). La línea discontinua indica la relación 1 a 1 y la cruz la diferencia mínima significativa entre tratamientos (Tukey, $\alpha = 0.05$).60

Figura 4.1. Región Pampeana, ubicación y localidades seleccionadas para evaluar la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas.....67

Figura 4.2. Evaluación de la performance de los cultivares de trigo ('Baguette 601') y cebada ('Scarlett') calibrados para APSIM versión 7.7 (Holzworth et al., 2014), en términos de fenología, tiempo desde siembra a antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), y rendimiento. Se indica el ajuste obtenido mediante regresión lineal (modelo tipo II), el coeficiente de regresión, la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente, la raíz cuadrada del error cuadrático medio (RMSE), la RMSE normalizada (nRMSE) y el número de observaciones (n). Las líneas punteadas indican la relación 1:1 (central) y variaciones de $\pm 10\%$69

Figura 4.3. Determinación de la fecha de siembra óptima para el cultivar utilizado, en base a la metodología utilizada por Zheng et al. (2012). Impacto de la fecha de siembra de los cultivares de trigo ('Baguette 601') y cebada ('Scarlett') sobre la fecha de antesis (DC65; Zadoks et al., 1974) simulada con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2), comparado con la ocurrencia de eventos térmicos extremos (ejemplo para la localidad de Junín). Las cajas y bigotes muestran la variación en fecha de DC65 (eje x) para las diferentes fechas de siembra simuladas para el período 1961-2014 (eje y, cada 5-6 días desde el 1 de mayo al 6 de agosto), tanto para trigo (símbolos blancos) como para cebada (símbolos grises). Las líneas llenas indican la probabilidad acumulada de la fecha de último día de helada (UDH, línea negra, temperatura mínima menor o igual a 2 °C) y de primer día de golpe de calor (PDGC, línea gris, temperatura máxima mayor o igual a 32 °C) durante el período 1961-2014. Las líneas oblicuas indican la "ventana de bajo riesgo" para la floración de los cultivos, delimitada (en este caso) entre el percentil 80 de UDH y el percentil 30 de PDGC. Las cajas y bigotes negros indican la fecha óptima de DC65 y, por ende, de siembra de los cultivares de trigo y cebada simulados.72

Figura 4.4. Anomalías de las temperaturas mínimas (T_{min} , líneas continuas) y máximas (T_{max} , líneas discontinuas) promedio para el trimestre septiembre-octubre-noviembre (SON) en las series climáticas sintéticas de 10 años obtenidas para las localidades de Paraná, Pehuajó y Tres Arroyos, utilizando el generador climático desarrollado por Verdin et al. (*in press*). La anomalía representa la relación entre la temperatura sintética y la temperatura de referencia (promedio 1961-2014 en este caso), indicada con línea punteada. Cada año sintético es el promedio de 10 realizaciones.75

Figura 4.5. Tendencias observadas en las temperaturas del trimestre septiembre-octubre-noviembre (SON) durante el período 1961-2014 en la Región Pampeana. (a) Tendencias en la temperatura media ($T_{media_{SON}}$). El tamaño del círculo indica la magnitud del cambio (°C década⁻¹) y el color el sentido (negro: aumento, gris: disminución), se detallan solo los valores estadísticamente significativos ($p < 0.05$). El eje y indica la latitud y el eje x la longitud. Relación entre tendencias en la $T_{media_{SON}}$ y tendencias en (b) la temperatura mínima ($T_{min_{SON}}$) o en (c) la temperatura máxima ($T_{max_{SON}}$). Se indica el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad significativa (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$) correspondiente.77

Figura 4.6. Tendencias del rendimiento potencial (panel superior) y la fenología (panel medio e inferior) de cultivos de trigo (panel izquierdo) o cebada (panel derecho) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en cada localidad representativa de la Región Pampeana (ordenadas de norte -izquierda- a sur -derecha-). Se indica la media y el error estándar en cada caso. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente. Considerando esta etapa el ciclo completo del cultivo se dividió en (panel inferior): (i) establecimiento y macollaje, desde DC11 a inicio del período crítico, (ii) período crítico, y (iii) llenado efectivo de granos, desde fin de período crítico hasta DC90.80

Figura 4.7. Relación entre tendencias observadas en la temperatura media (T_{media}) y tendencias observadas en la temperatura mínima (T_{min}) o en la temperatura máxima (T_{max}) promedio del ciclo completo (CC, panel superior) o del período crítico (PC, panel inferior) en cultivos de trigo (panel izquierdo) o cebada (panel derecho) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. Se indica el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad significativa (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$) correspondiente. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.82

Figura 4.8. Tendencias observadas en la temperatura mínima promedio del período crítico en cultivos de trigo (izquierda) o cebada (derecha) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. El tamaño del círculo indica la magnitud del cambio (°C década⁻¹) y el color el sentido (negro: aumento, gris: disminución), se detallan solo los valores estadísticamente significativos ($p < 0.05$). El eje y indica la latitud y el eje x la longitud. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.....83

Figura 4.9. Cambios relativos del rendimiento potencial en respuesta a variaciones en la temperatura mínima promedio observadas durante el período crítico, en cultivos de trigo (izquierda) o cebada (derecha) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. El tamaño del círculo indica la magnitud de la respuesta (% °C⁻¹), se detallan solo los valores estadísticamente significativos ($p < 0.05$). El eje y indica la latitud y el eje x la longitud. A fin de obtener resultados comparables entre las localidades, cada rendimiento simulado se relativizó al promedio de la localidad en toda la serie climática. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.84

Figura 4.10. Cambios relativos de la duración del período crítico en respuesta a variaciones en la temperatura mínima promedio observada durante dicha etapa, en cultivos de trigo (izquierda) o cebada (derecha) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. El tamaño del círculo indica la magnitud de la respuesta (% °C⁻¹), todos los valores son estadísticamente significativos ($p < 0.01$). El eje y indica la latitud y el eje x la longitud. A fin de obtener resultados comparables entre las localidades, cada duración del período crítico simulado se relativizó al promedio de la localidad en toda la serie climática. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.85

Figura 4.11. Relación entre los cambios relativos en respuesta a variaciones de la temperatura mínima promedio observada durante el período crítico, tanto del rendimiento como de la radiación solar incidente (RS) acumulada durante el período crítico, en los cultivos de trigo (izquierda) o cebada (derecha) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. Se incluye además (inset) la relación entre las respuestas del rendimiento y de la duración del período crítico (DPC). Se indica el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad significativa (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$) correspondiente. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.86

Figura 4.12. Cambios en la fecha de siembra como estrategias de adaptación a escenarios de mayores temperaturas nocturnas en Paraná (panel izquierdo), Pehuajó (panel central) y Tres Arroyos (panel derecho). Ventana óptima de floración de los cultivos (panel superior). Las líneas indican la probabilidad acumulada de la fecha de último día de helada (UDH, líneas negras, temperatura mínima menor o igual a 2 °C) y de primer día de golpe de calor (PDGC, líneas grises, temperatura máxima mayor o igual a 32 °C), en la serie climática histórica (SC_H , líneas continuas, período 1961-2014) y en la serie climática sintética (SC_S , líneas discontinuas). Las líneas oblicuas orientadas según la serie climática (descendentes a izquierda para la SC_H y descendentes a derecha para la SC_S) indican la “ventana de bajo riesgo” para floración, delimitada entre el percentil 80 (75 en el caso de Tres Arroyos) de FUH y el percentil 30 de PDGC. Ciclo ontogénico de trigo

(‘Baguette 601’, panel intermedio) y cebada (‘Scarlett’, panel inferior) en diferentes escenarios térmicos. Las barras horizontales indican la duración media, con su correspondiente error estándar, de las etapas (ordenadas de izquierda a derecha) delimitadas entre siembra, emergencia (DC11; Zadoks et al., 1974), inicio del período crítico, antesis (DC65), fin del período crítico y madurez fisiológica (DC90), simuladas con CRONOS® utilizando diferentes combinaciones: (i) fecha de siembra ajustada para la SC_H (FS_H) y SC_H (FS_H-SC_H), (ii) FS_H y SC_S (FS_H-SC_S), y (iii) de siembra ajustada para la SC_S (FS_S) y SC_S (FS_S-SC_S). La duración del período crítico, tiempo comprendido entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente, se destaca en gris oscuro. Tanto las probabilidades de temperaturas extremas (panel superior) como la fenología de los cultivos (panel inferior) se grafican en función de los días calendarios del año. La serie climática sintética fue obtenida con el generador climático desarrollado por Verdin et al. (*in press*).88

Figura 4.13. Elección del cultivar de acuerdo a la fecha de siembra como estrategias de adaptación a escenarios de mayores temperaturas nocturnas en Paraná (panel izquierdo), Pehuajó (panel central) y Tres Arroyos (panel derecho). Impacto de la fecha de siembra de los cultivares de trigo (‘Baguette 601’ y ‘K. Gladiador’) y cebada (‘Scarlett’ y ‘Q. Carisma’) sobre la fecha de antesis (DC65; Zadoks et al., 1974) simulada con CRONOS®, comparado con la ocurrencia de eventos térmicos extremos. Las cajas y bigotes muestran la variación en fecha de DC65 (eje x) para las diferentes fechas de siembra simuladas con la serie climática sintética (SC_S) (eje y, cada 10 días desde el 1 de abril al 30 de junio), para cada cultivar. Las líneas discontinuas indican la probabilidad acumulada de la fecha de último día de helada (UDH, línea negra, temperatura mínima menor o igual a 2 °C) y de primer día de golpe de calor (PDGC, línea gris, temperatura máxima mayor o igual a 32 °C) en la SC_S . Se indica mediante líneas oblicuas la “ventana de bajo riesgo” para la floración de los cultivos, delimitada entre el percentil 80 (75 en el caso de Tres Arroyos) de UDH y el percentil 30 de PDGC. La serie climática sintética fue obtenida con el generador climático desarrollado por Verdin et al. (*in press*).89

Figura 5.1. Respuesta de cultivos de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico y el llenado de granos. Diagrama conceptual (en base a Ecuaciones 1.3 y 1.4) de la generación del rendimiento, indicando las principales variables (rectángulos) y procesos (pentágonos) involucrados (las flechas indican las relaciones funcionales). Se muestra la repuesta de los principales procesos de desarrollo, crecimiento y/o partición del cultivo a la variación en temperatura nocturna (rangos explorados en la presente tesis), destacando en gris los principales procesos funcionales afectados por el incremento de la temperatura nocturna. Esquema del cultivo adaptado de Slafer y Rawson (1994). Fotos de espigas tomadas de <http://ced.agro.uba.ar/botanicovirtual/>.103

Figura 5.2. Respuesta del número de granos de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico en localidades con diferente variación en la radiación solar incidente diaria. Diagrama conceptual representando el adelanto y acortamiento del período crítico del cultivo frente a mayores temperaturas nocturnas, lo cual reduce la captura de radiación (menos tiempo y menor recurso diario disponible) con la consecuente menor acumulación de biomasa y establecimiento de granos. En localidades donde el cambio diario de radiación solar incidente es mayor (e.g. B respecto de A), el acortamiento y adelantamiento del período crítico expone al cultivo a menores valores relativos del recurso. En este caso, el número de granos es más sensible al incremento de la temperatura nocturna (i.e. mayor reducción por °C) en la localidad B que en la A.105

Abreviaturas

Utilizadas en el texto a lo largo de la tesis

APSIM: Sistema Simulador de Producción Agrícola

CIMMYT: Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo

DC: código decimal, escala fenológica propuesta por Zadoks et al. (1974)

DC11: emergencia

DC33: tercer nudo detectable (considerado como el inicio del período crítico de trigo y cebada)

DC65: antesis

DC65+10d: 10 días post-antesis (considerado como el fin del período crítico de trigo y cebada)

DC90: madurez fisiológica

DSSAT: Sistema de Apoyo en Decisiones Agrotecnológicas

EUR (g MJ^{-1}): eficiencia de uso de la radiación

IPCC: Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático

NG (granos m^{-2}): número de granos por unidad de área

PG (mg): peso promedio de granos

RFA ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$): radiación fotosintéticamente activa diaria incidente

Utilizadas sólo en leyendas de cuadros y figuras o en descripción de ecuaciones

$\partial \text{VA}_{r,C} / \partial T_{\min}$ ($^{\circ}\text{C}^{-1}$): pendiente de la relación entre valores relativos al promedio del cultivo de un determinado atributo y temperaturas mínimas promedio de la etapa (i.e. período crítico o llenado de granos)

$\partial \text{VA}_{r,C*} / \partial T_{\min}$ ($^{\circ}\text{C}^{-1}$): pendiente de la relación entre valores relativos al promedio del cultivo y la localidad de un determinado atributo y temperaturas mínimas promedio de la etapa (i.e. período crítico o llenado de granos)

$\partial T / \partial \text{año}$ ($^{\circ}\text{C año}^{-1}$): pendiente de la relación entre temperaturas y años

AF: ambiente fototermal

Ap.P: granos proximales de espiguillas apicales de trigo o cebada

BA (g m^{-2}): biomasa aérea acumulada durante todo el ciclo del cultivo

BA_{PC} (g m^{-2}): biomasa aérea acumulada durante el período crítico

Bs.P: granos proximales de espiguillas basales

C: cultivo

CC: ciclo completo del cultivo

Ct.D: granos distales de las espiguillas centrales (solo trigo)

Ct.P: granos proximales de espiguillas centrales

DC21-DC31: etapa de macollaje

DC31-DC39: etapa de encañazón

DC34: cuarto nudo detectable

DC39-DC65: etapa entre la emergencia de la hoja bandera y antesis

DC45-DC65: etapa entre vaina engrosada y antesis

DC59: espigazón

DC65-DC90: llenado de granos

DCC (d): duración del ciclo del cultivo

DELL (d): duración efectiva del llenado del grano

DLL (d): duración del llenado de granos

DLLi (d): duración del llenado de grano individual

DPC (d): duración del período crítico

ER (granos g^{-1}): eficiencia reproductiva

EUR_{PC} (g MJ^{-1}): eficiencia de uso de la radiación durante el período crítico

FRFA: fracción de radiación fotosintéticamente activa diaria incidente interceptada por el canopeo

FRFA_{PC}: fracción de radiación fotosintéticamente activa diaria incidente interceptada por el canopeo durante el período crítico

F_{RS} : fracción de radiación solar diaria incidente interceptada por el canopeo
 $F_{RS,mediodía}$: fracción de radiación solar incidente interceptada por el canopeo al mediodía
 FS_H : fecha de siembra ajustada para la serie climática histórica
 FS_S : fecha de siembra ajustada para la serie climática sintética
 IAF : índice de área foliar
 IC : índice de cosecha
 ITN : incremento de las temperaturas nocturnas
 MTN_{LL} : mayor temperatura nocturna desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica
 MTN_{PC} : mayor temperatura nocturna durante el período crítico
 n : número de observaciones
 NE (espigas m^{-2}): número de espigas por unidad de área
 NGE : número de granos por espiga
 PBE : partición de biomasa a espiga
 PC : período crítico
 $PDGC$: primer día de golpe de calor
 PGi (mg): peso individual de grano
 $RFAIA_{PC}$ ($MJ\ m^{-2}$): radiación fotosintéticamente activa diaria incidente interceptada y acumulada durante el período crítico
 RFA_{PC} ($MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$): radiación fotosintéticamente activa diaria incidente durante el período crítico
 $RMSE$: raíz cuadrada del error cuadrático medio
 RS ($MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$): radiación solar incidente
 SC_H : serie climática histórica
 SC_S : serie climática sintética
 SON : trimestre septiembre-octubre-noviembre
 TLL ($mg\ d^{-1}$): tasa de llenado de granos
 $TLLi$ ($mg\ d^{-1}$): tasa de llenado del grano individual
 T_{max} ($^{\circ}C$): temperatura máxima
 $T_{max,A}$: temperatura ambiente máxima diaria
 $T_{max,CC}$ ($^{\circ}C$): temperatura máxima promedio durante el ciclo completo
 $T_{max,PC}$ ($^{\circ}C$): temperatura máxima promedio durante el período crítico
 $T_{max,SON}$ ($^{\circ}C$): temperatura máxima promedio en el trimestre septiembre-octubre-noviembre
 T_{media} ($^{\circ}C$): temperatura media
 $T_{media,CC}$ ($^{\circ}C$): temperatura media promedio durante el ciclo completo
 $T_{media,PC}$ ($^{\circ}C$): temperatura media promedio durante el período crítico
 $T_{media,SON}$ ($^{\circ}C$): temperatura media promedio en el trimestre septiembre-octubre-noviembre
 T_{min} ($^{\circ}C$): temperatura mínima
 $T_{min,A}$ ($^{\circ}C$): temperatura ambiente mínima diaria
 $T_{min,M}$ ($^{\circ}C$): mayor temperatura mínima diaria
 $T_{min,CC}$ ($^{\circ}C$): temperatura mínima promedio durante el ciclo completo
 $T_{min,PC}$ ($^{\circ}C$): temperatura mínima promedio durante el período crítico
 $T_{min,SON}$ ($^{\circ}C$): temperatura mínima promedio en el trimestre septiembre-octubre-noviembre
 TN : régimen de temperatura nocturna
 TNA_{LL} : temperatura nocturna ambiente desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica
 TNA_{PC} : temperatura nocturna ambiente durante el período crítico
 UDH : último día de helada
 VA : valor del atributo en una determinada unidad experimental (i.e. parcela o simulación)
 $VA_{r,C}$: valor del atributo en una determinada unidad experimental relativo al promedio del cultivo en todos los ambientes
 $VA_{r,C*L}$: valor del atributo en una determinada unidad experimental relativo al promedio del cultivo y la localidad en toda la serie climática
 $VA_{\bar{x},C}$: valor del atributo promedio para el cultivo en todos los ambientes (i.e. combinación de año y régimen de temperatura nocturna)
 $VA_{\bar{x},C*L}$: valor del atributo promedio para el cultivo y la localidad en toda la serie climática

Resumen

Respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas

La agricultura es considerada la actividad humana más dependiente del clima, y la mayoría de las decisiones productivas involucran directa o indirectamente este factor. En la Región Pampeana, dos cultivos estratégicamente importantes para la sustentabilidad del sistema agrícola como trigo y cebada están actualmente expuestos, y muy probablemente continúen estando, a mayores temperaturas nocturnas. Teniendo como objetivo generar información útil para diseñar estrategias de manejo y mejora que permitan adaptar estos cultivos a escenarios más cálidos, se estudió y cuantificó la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas, mediante: (i) experimentos a campo donde se analizó la respuesta de procesos funcionales vinculados con el rendimiento, utilizando estructuras de calentamiento diseñadas para tal fin, y (ii) ejercicios de simulación de cultivos donde se cuantificó la respuesta a nivel regional y se exploraron posibles estrategias de adaptación. Los resultados obtenidos destacan la relevancia del desarrollo del cultivo como principal proceso funcional afectado por mayores temperaturas nocturnas. Noches más cálidas aceleraron el desarrollo provocando el acortamiento (en días) del período crítico, lo cual redujo la captura de radiación solar, impactando negativamente sobre la producción de biomasa, el establecimiento de granos y, por ende, el rendimiento (reducciones similares en trigo y cebada, ca. 7% por °C de calentamiento nocturno). En el mismo sentido, noches más cálidas acortaron la duración del llenado de granos con el consecuente menor peso final, lo cual redujo el rendimiento (ca. 4% por °C de calentamiento nocturno, tanto en trigo como cebada). En esta etapa, el efecto negativo de mayores temperaturas nocturnas estuvo directamente relacionado con procesos internos del grano, no observándose impactos significativos sobre la disponibilidad de asimilados. A nivel regional, el rendimiento simulado de trigo y cebada se redujo significativamente entre ca. 2% y 9% por °C de incremento en la temperatura mínima durante el período crítico. Esta variable tendió a incrementarse entre ca. 0.2 y 0.5 °C por década, excepto en el centro-sur de la provincia de Buenos Aires. Siembras más tempranas pueden ser una estrategia de adaptación viable en la Región Pampeana siempre que se adelante la ventana óptima de floración, i.e. adelanto de la fecha de última helada. La utilización de cultivares de ciclo más largo debido a su mayor sensibilidad fotoperiódica puede ser otra estrategia viable para compensar el acortamiento del ciclo bajo noches más cálidas.

Palabras clave: cambio climático, temperatura mínima, *Triticum aestivum* L., *Hordeum vulgare* L., fisiología de cultivos, número de granos, peso de granos, Región Pampeana, estrategias de adaptación

Abstract

Wheat and barley response to higher night temperatures

Agriculture is the most weather-dependent of human activities, and most production decisions directly or indirectly consider this factor. In the Pampas, two strategically important crops for system's sustainability, as wheat and barley, are currently exposed and will probably be continue to be exposed to higher night temperatures. In order to generate useful information to design management and breeding strategies to allow crop adaptation to warmer scenarios, wheat and barley response to higher night temperatures was studied and quantified through: (i) field experiments where grain yield related functional processes response was evaluated using purpose-built heating chambers, and (ii) crop simulation exercises where regional crop response was quantified and possible adaptation strategies were explored. An accelerated development under high night temperatures led to a shorter critical period duration, reducing solar radiation capture with negative consequences for biomass production, grain number and therefore grain yield (ca. 7% reduction per °C of night warming, in both wheat and barley). In the same way, warmer nights shortened grain filling duration with a consequent lower final grain weight, which reduced grain yield (ca. 4% per °C of night warming, both in wheat and barley). During this stage, the negative effect of higher night temperatures was directly linked to processes within the grain itself, significant impacts on assimilates availability were no observed. At regional scale, wheat and barley simulated grain yield was significantly reduced between ca. 2% and 9% per °C of minimum temperature increase during the critical period. This variable tended to increase between ca. 0.2 and 0.5 °C per decade, excepting in Central-South of Buenos Aires province. In the Pampas, earlier sowing date can be a viable adaptation strategy if the optimal flowering window goes forward, in keeping with the earlier last frost day. The utilization of long-maturity crops due to its greater photoperiod sensitivity can be a viable strategy to compensate the shorter cycle under warmer nights.

Keywords: climate change, minimum temperature, *Triticum aestivum* L., *Hordeum vulgare* L., crop physiology, grain number, grain weight, Argentine Pampas, adaptation strategies

CAPÍTULO 1.

Introducción general

1.1. Planteo del problema y revisión antecedentes

1.1.1. Escenarios climáticos y relevancia de los cultivos de trigo y cebada

El desafío continuo que representa el clima para la producción agrícola y, por ende, la seguridad alimentaria mundial se magnifica frente al cambio climático (Meinke et al., 2006; Aggarwal et al., 2010). El rendimiento de los cultivos es inherentemente sensible a la variabilidad climática, adaptándose cada especie a un determinado rango de condiciones (Wheeler et al., 2000; Porter y Semenov, 2005). Es por esta razón que, si bien factores históricos y económicos influyen sobre la distribución de los cultivos a nivel mundial y regional, el clima es el principal determinante actual y futuro de este proceso (Bunting et al., 1982; Oram, 1985). Un importante cuerpo de evidencias, reunidos en el quinto informe del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC), muestra un consistente e inevitable calentamiento global debido fundamentalmente a la actividad antrópica. La temperatura media global se ha incrementado ca. 0.85 °C durante el período 1880-2012, con una importante variabilidad inter-decadal e inter-anual. El informe indica además una mayor concentración atmosférica de dióxido de carbono y cambios en las precipitaciones, aumentando en algunas regiones y disminuyendo en otras. El clima futuro dependerá del calentamiento ya comprometido a causa de las emisiones antrópicas pasadas, así como también de futuras emisiones y la variabilidad natural del mismo (IPCC, 2014). Dependiendo del factor ambiental modificado, su magnitud y sentido, estos escenarios climáticos pueden tener un efecto positivo, negativo o neutro sobre los diferentes procesos biológicos y físicos que gobiernan el sistema suelo-cultivo-atmósfera, pero sin lugar a duda la producción agrícola se vuelve menos predecible. Frente a estos cambios, la agricultura deberá adaptarse a los escenarios climáticos tanto actuales como futuros a fin de asegurar una sustentable producción de alimentos y fibras para una población mundial en constante crecimiento (Howden et al., 2007); esforzándose, además, en reducir las emisiones de gases con efecto invernadero a la atmósfera.

Los cultivos de cereales, tanto por su aporte energético como por su adaptación a un amplio rango de ambientes, tienen un rol relevante en la seguridad alimentaria mundial. Trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada (*Hordeum vulgare* L.) son los cereales de invierno, considerando área sembrada y producción, más importantes a nivel local e internacional. Trigo es el cultivo más sembrado del mundo (ca. 220 millones de hectáreas), con una producción de más de 700 millones de toneladas (FAO, 2015a), la cual provee un quinto de las calorías consumidas diariamente (Dixon et al., 2009). Cebada, por su parte, es el quinto cultivo de grano a nivel mundial, con un área sembrada de alrededor de 50 millones de hectáreas y una producción de más de 140 millones de toneladas (FAO, 2015a) con destino forrajero o maltero (Cattáneo, 2011). En Argentina, estos cereales son los cultivos invernales por excelencia, abarcando alrededor del 20% del área destinada a cultivos de granos. Si consideramos los últimos 5 años, a pesar de haber perdido una importante superficie, trigo continúa siendo el cereal de mayor área cultivada (ca. 4 millones de hectáreas) con una producción de 12 millones de toneladas (Agroindustria, 2016). El cultivo de cebada, por su parte, con más de un millón de hectáreas y alrededor de 4 millones de toneladas producidas (Agroindustria, 2016) ha crecido notablemente debido a la mayor demanda interna y externa de malta (Cattáneo, 2011). Además de su importancia estratégica, trigo y cebada juegan un rol importante en la sustentabilidad del sistema agrícola de la Región Pampeana, principal región productiva de cultivos de grano en Argentina (ca. 90 % de la producción nacional; Agroindustria, 2016) y una de las más importantes del mundo (Hall et al., 1992). La

composición y volumen de sus rastrojos así como la cobertura del suelo durante el invierno impactan positivamente sobre el balance de carbono del suelo, reduciendo el riesgo de erosión y facilitando el manejo integrado de malezas otoño-inverno-primaverales, en un sistema fuertemente dominado por el cultivo de soja. El riesgo de anegamientos primaverales debido al ascenso de la napa freática puede, en parte, reducirse mediante la implantación de cultivos de invierno como trigo y cebada (Mercau et al., 2016). Por lo tanto, es necesario entender y cuantificar la respuesta de trigo y cebada a los principales escenarios climáticos observados y proyectados a fin de generar información que permita diseñar estrategias de adaptación tendientes a mantener e incluso incrementar la producción de estos importantes cereales en las próximas décadas.

Una característica destacable del calentamiento global es el incremento de las temperaturas nocturnas. Si bien la complejidad del sistema climático genera incertidumbre en las proyecciones (Katz et al., 2013), la temperatura será la variable más afectada por el cambio climático (IPCC, 2014). Su impacto sobre la productividad de los cultivos es, por ende, la principal fuente de incertidumbre en escenarios futuros (Lobell y Burke, 2008). Se identifican dos aspectos relevantes del calentamiento global: (i) el incremento de la temperatura media a largo plazo, con proyecciones (relativas a 1986-2005) de 0.3-0.7 °C (similares entre escenarios de emisión) para el futuro cercano (2016-2035) y desde 0.3-1.7 °C a 2.6-4.8 °C (según el escenario considerado) para finales de siglo (2081-2100), y (ii) una mayor frecuencia y duración de olas de calor, aunque también se pronostica que los fríos extremos invernales continuarían ocurriendo (IPCC, 2014). Análisis retrospectivos muestran que las temperaturas mínimas (i.e. noches) se incrementaron a una tasa mayor de lo que lo hicieron las temperaturas máximas (i.e. días) durante las últimas décadas (Easterling et al., 1997; Vose et al., 2005; Alexander et al., 2006; Sillmann et al., 2013a). Por otra parte, proyecciones climáticas, a partir del ensamble de varios modelos, indican un mayor incremento de la frecuencia de noches cálidas comparado con días cálidos, siendo esperable que este calentamiento asimétrico a lo largo del día continúe en el futuro (Sillmann *et al.*, 2013b). Esta reducción de la amplitud térmica diaria suele adjudicarse a menores pérdidas de calor radiante por una mayor nubosidad (Dai et al., 1999; Dai et al., 2001; Lobell et al., 2007). En Argentina, y más precisamente la Región Pampeana, las tendencias son similares aunque con aumentos menores al promedio global. La Tercera Comunicación Nacional sobre Cambio Climático indicó un aumento de la temperatura media de hasta 0.5 °C entre 1960 y 2010, proyectando aumentos desde 0.5 a 1 °C para el futuro cercano (2015-2039) y desde 0.5 a 3.5 °C para finales de siglo (2075-2099), siendo importante en este último caso el escenario de emisiones considerado (Barros et al., 2015). En la región también se destacaron los mayores aumentos de las temperaturas mínimas con respecto a las máximas (Rusticucci, 2012; Fernández-Long et al., 2013; Barros et al., 2015). Incrementos de la temperatura nocturna han sido observados en otras grandes regiones productivas, mayormente templadas, tanto del Hemisferio Sur, como el cinturón trigüero australiano (Alexander et al., 2007), como del Hemisferio Norte, tales como el cinturón trigüero norteamericano (Vincent y Mekis, 2006) y centro-sur de Asia (Klein Tank et al., 2006). Por lo tanto, los cultivos de trigo y cebada son actualmente expuestos, y muy probablemente lo continúen siendo, a mayores temperaturas nocturnas durante su estación de crecimiento.

1.1.2. Fisiología del rendimiento en cultivos de trigo y cebada

El rendimiento en trigo y cebada, así como en otros cultivos, es el producto de interacciones entre procesos de desarrollo, crecimiento y partición que ocurren durante todo el ciclo del cultivo (Evans, 1993; Richards, 1996). En otras palabras, está

determinado por la interacción entre un genotipo determinado y el ambiente al que es expuesto (Fischer, 2001). De una forma sencilla, la generación del rendimiento en cultivos de granos es comúnmente analizada a través de: i) la economía de acumulación y partición de materia seca, y ii) de los principales componentes numéricos (Slafer et al., 1994). En la primera aproximación (Ecuación 1.1), la duración del ciclo del cultivo (DC, d), la radiación fotosintéticamente activa diaria incidente (RFA, MJ m⁻² d⁻¹), la fracción de dicha radiación que es interceptada por el canopeo (F_{RFA}) y la eficiencia de uso de la radiación (EUR, g MJ⁻¹) determinan la captura y utilización de la radiación (principal recurso); mientras que el índice de cosecha (IC) indica la partición de la biomasa producida y acumulada a órganos cosechables -i.e. granos- (Monteith, 1977). Los principales componentes numéricos del rendimiento son el número de granos por unidad de área (NG, granos m⁻²) y el peso promedio de granos (PG, mg)¹. La segunda aproximación (Ecuación 1.2) considera ambos componentes, disgregando el NG en sus subcomponentes, i.e. número de espigas por unidad de área (NE, espigas m⁻²) y número de granos por espiga (NGE).

$$\text{Rendimiento} = \text{DCC} * \text{RFA} * \text{F}_{\text{RFA}} * \text{EUR} * \text{IC} \quad (\text{Ecuación 1.1})$$

$$\text{Rendimiento} = \text{NE} * \text{NGE} * \text{PG} \quad (\text{Ecuación 1.2})$$

Numerosas evidencias en la literatura han demostrado que las variaciones en el rendimiento de trigo y cebada son explicadas principalmente por cambios en el NG (e.g. Calderini et al., 1999c; Peltonen-Sainio et al., 2007; Fischer, 2008). Sin embargo, una vez determinado el NG, cambios en el PG determinan diferencias cuantitativamente importantes en el rendimiento logrado (Borrás et al., 2004). Además, granos de menor tamaño pueden estar además asociados a penalidades por parte de la industria debido a un menor grado de calidad comercial (Rathey et al., 2009), o un pobre establecimiento de plántulas en ambientes estresados si el destino del grano es semilla (Grieve y Francois, 1992). En términos de mejoramiento, las exitosas ganancias de rendimiento obtenidas durante el siglo XX (i.e. Revolución Verde; Borlaug, 2007) estuvieron asociadas a incrementos del NG y del índice de cosecha, producto de la reducción en la altura de planta (Calderini et al., 1999c; Abeledo et al., 2002). Sin embargo, materiales modernos y/o con altura dentro del rango considerado óptimo (ca. entre 0.7 y 1 m; Richards, 1992; Miralles y Slafer, 1995b), muestran mejoras del NG asociadas a una mayor producción de biomasa (Abeledo et al., 2003; García et al., 2013).

Las condiciones de crecimiento previas e inmediatamente posteriores a floración de los cultivos de trigo y cebada, así como en la mayoría de los cultivos de granos, tienen gran impacto en la determinación del rendimiento, ya que en dicho momento se está definiendo el NG (Fischer, 1985; Arisnabarreta y Miralles, 2008; Fischer, 2008) y el PG potencial del cultivo (Calderini et al., 1999a; Bingham et al., 2007b). Es por ello que, si bien la generación del NG ocurre durante un amplio período de tiempo que abarca desde la siembra hasta poco después de ocurrida la floración (Slafer y Rawson, 1994), ha sido identificado un período crítico más acotado para su determinación, tanto en trigo (Fischer, 1985) como en cebada (Arisnabarreta y Miralles, 2008). En ambos cultivos, el período crítico para la determinación del rendimiento coincide con el crecimiento de espigas y la fijación de granos, procesos relacionados con la supervivencia de macollos por planta (Alzueta et al., 2012) y de flores por espiga (Miralles et al., 2000). Dicha etapa ocurre aproximadamente desde el comienzo de la aparición de la penúltima hoja del vástago

¹ La unidad de peso promedio de grano reportada (mg) es la frecuentemente utilizada, aunque debe convertirse en g cuando se utiliza la Ecuación 1.2 y se pretende obtener rendimiento en g m⁻².

principal hasta el comienzo del activo llenado de granos, es decir, desde DC33 (tercer nudo detectable) hasta aproximadamente 10 días posteriores a DC65 (antesis), de acuerdo al código decimal (DC) propuesto por Zadoks et al. (1974). Trigo y cebada presentan diferencias en lo que respecta a estructura de espigas. El primero, a pesar de tener una diferenciación de espiguillas por espiga de tipo determinada, tiene un gran potencial para diferenciar flores en cada espiguilla -hasta 12 o más, aunque la mayoría no completa su desarrollo- (Langer y Hanif, 1973; Kirby, 1988), lo cual le confiere una gran plasticidad para generar granos por espiga (Slafer et al., 2014). Cebada (considerando los materiales de 2 hileras), en cambio, si bien tiene una diferenciación indeterminada de espiguillas, solo contiene un potencial grano en cada una de éstas (Arisnabarreta y Miralles, 2006). Sin embargo, este cultivo tiene mayor capacidad que trigo para establecer macollos fértiles (Alzueta et al., 2012), lo cual le confiere mayor plasticidad para generar espigas por unidad de área.

La determinación de los principales componentes numéricos del rendimiento también puede analizarse mediante aproximaciones más completas desde el punto de vista fisiológico. La fuerte respuesta del NG a cambios en crecimiento del cultivo y partición durante el período crítico se evidencia en una clara relación positiva frecuentemente observada entre el peso seco de las espigas por unidad de área a floración y el NG (e.g. Slafer et al., 1990; Fischer, 1993; Prystupa et al., 2004). La mayor acumulación de biomasa en espigas se asocia e indica tanto un mayor número de flores fértiles -i.e. mayor número de granos por espiga- (e.g. Fischer y Stockman, 1980; Miralles et al., 2000; Serrago et al., 2008), sugiriéndose que señales mediadas por carbohidratos controlan la supervivencia floral (Ghiglione et al., 2008; González et al., 2011a), como una mayor supervivencia de macollos -i.e. mayor número de espigas- (Fischer, 1993; García del Moral y García del Moral, 1995; Prystupa et al., 2004). Por otra parte, evidencias provenientes de trabajos donde se analizó el efecto de incrementos en la temperatura en los estadios previos a floración, demostraron una mayor superposición que la habitualmente aceptada entre la determinación del PG potencial y del NG (Calderini et al., 1999b; Calderini et al., 1999a; Ugarte et al., 2007), remarcando la importancia de las condiciones de crecimiento en esta etapa sobre el PG final (Calderini et al., 2001; Sadras, 2007; Gambín y Borrás, 2010). Teniendo en cuenta estos conceptos, la determinación del NG en trigo y cebada puede analizarse mediante una aproximación basada en la disponibilidad, utilización y partición de asimilados a las espigas durante el período crítico (Fischer, 1984). Esta aproximación (Ecuación 1.3) integra procesos de desarrollo como la duración del período crítico (DPC, d) y de crecimiento como la tasa de crecimiento del cultivo, definida como el producto entre la radiación fotosintéticamente activa diaria incidente (RFA_{PC} , MJ m⁻² d⁻¹), la fracción de dicha radiación que es interceptada por el canopeo ($F_{RFA,PC}$) y la eficiencia de uso de la radiación (EUR_{PC} , g MJ⁻¹) durante dicho período. Además, tiene en cuenta la partición de biomasa a espiga (PBE) y la eficiencia reproductiva (ER, granos g⁻¹), i.e. granos establecidos por unidad de peso seco de espiga, atributo que integra la partición intra-espiga, el desarrollo floral y el cuaje de granos (Slafer et al., 2015).

$$NG = DPC * RFA_{PC} * F_{RFA,PC} * EUR_{PC} * PBE * ER \quad (\text{Ecuación 1.3})$$

El PG, por su parte, es frecuentemente analizado y modelado mediante una aproximación (Ecuación 1.4) que integra procesos de crecimiento y desarrollo, el producto entre la tasa (TLL, mg d⁻¹) y la duración del llenado de granos (DLL, d) (Egli, 1981; Egli, 2006).

$$PG = TLL * DLL$$

(Ecuación 1.4)

El peso final de grano está definido por el peso potencial (i.e. destino) y por la disponibilidad de asimilados por grano (i.e. fuente) durante el llenado (Fischer, 1984). Como se mencionó anteriormente, el crecimiento de los granos está, en parte, influenciado por las condiciones de crecimiento experimentadas durante del período crítico. De hecho, la tasa de llenado podría estar fuertemente relacionada con la capacidad de almacenaje del grano establecida tempranamente durante su desarrollo, es decir, su PG potencial (Brocklehurst, 1977). En general, la disponibilidad de asimilados y reservas (i.e. carbohidratos no estructurales almacenados previamente en tallos) durante el llenado de granos son considerados como fuente suficiente para cubrir la demanda de este destino (Borrás et al., 2004; Dreccer et al., 2009; Serrago et al., 2013). Es por ello que los cultivos de trigo y cebada están mayormente limitados por destino (i.e. NG y/o PG potencial) durante post-floración (Slafer y Savin, 1994; Borrás et al., 2004; Bingham et al., 2007a; Miralles y Slafer, 2007), asociándose gran parte del éxito de una estrategia de manejo (e.g. cambios en la fecha de siembra y/o fertilización) o mejora (e.g. fenología y/o capacidad fotosintética) al establecimiento de más granos con un peso potencial similar o mayor. Sin embargo, condiciones adversas frecuentes durante el llenado de granos como estreses bióticos (Bingham et al., 2009; Serrago et al., 2011) a altas temperaturas (Slafer y Miralles, 1992; Savin et al., 1997) pueden modificar la relación fuente-destino generando una limitación de fuente que reduce el peso final de grano (Fischer y Maurer, 1976; Serrago y Miralles, 2014) y, en consecuencia, el rendimiento (Chowdhury y Wardlaw, 1978; Wardlaw et al., 1980). En este aspecto podrían existir diferencias entre trigo y cebada. En general, considerando evidencias de ambientes muy contrastantes como el Reino Unido (Bingham et al., 2009) y España (Serrago et al., 2013) o Australia (López-Castañeda y Richards, 1994), limitaciones al crecimiento del cultivo durante post-floración impactan más sobre el PG de trigo que de cebada. En otras palabras, en algunas situaciones de cultivo el rendimiento de trigo podría estar co-limitado por fuente y destino, mientras que en cebada la limitación es principalmente por destinos.

1.1.3. Procesos fisiológicos afectados por variaciones en la temperatura nocturna en los cultivos de trigo y cebada

Incrementos de la temperatura media debido principalmente a mayores temperaturas nocturnas, y mayor frecuencia y duración de eventos extremos, son las dos características destacables del calentamiento a nivel global (IPCC, 2014) y local (Barros et al., 2015). Si bien los efectos sobre el cultivo de cada uno de estos aspectos del calentamiento no son independientes, la adaptación a cada efecto térmico involucra diferentes procesos fisiológicos, lo cual puede requerir diferentes estrategias de manejo y mejora (Fischer et al., 2014; Sadras y Dreccer, 2015; Sadras et al., 2015). En líneas generales, los cambios graduales y a largo plazo de la temperatura impactan principalmente sobre tasas de desarrollo y crecimiento (Slafer y Rawson, 1994; Menzel et al., 2006; Parent y Tardieu, 2012), mientras que los eventos térmicos extremos y puntuales afectan particularmente procesos reproductivos (Stone, 2001; Farooq et al., 2011). Por otra parte, la temperatura puede tener efectos directos e indirectos (mediados por otros factores climáticos o debido al impacto sobre otros componentes bióticos del sistema) sobre la performance de un cultivo, pudiendo esta respuesta ser modulada por otros factores como el nivel de aclimatación, la disponibilidad de recursos y la interacción con otros estreses (ver Fig. 3 en Sadras y Dreccer, 2015).

A la hora de evaluar la respuesta de trigo y/o cebada al calentamiento, es común separar el análisis en dos rangos térmicos: (i) temperatura moderadamente alta, i.e.

temperatura media entre 15 y 25-30 °C con temperaturas máximas hasta ca. 32 °C, y (ii) temperaturas muy altas (frecuentemente consideradas como “golpes de calor”), i.e. temperaturas medias superiores a los 25-30 °C y al menos unos pocos días con temperaturas máximas diarias en el rango de 32 a 40 °C (Wardlaw y Wrigley, 1994; Stone et al., 1995; Savin et al., 1997). Teniendo en cuenta los escenarios de calentamiento actuales y futuros para cereales de invierno (Alexander et al., 2006; Sillmann et al., 2013a; Sillmann et al., 2013b), las variaciones en temperatura nocturna son y serán graduales y a largo plazo, ocurriendo dentro del rango de temperaturas moderadamente altas. Por lo tanto, el foco del presente trabajo estará puesto en los procesos fisiológicos directamente afectados por este escenario térmico sin profundizar en el impacto de temperaturas extremas.

El calentamiento asimétrico (i.e. incremento de temperaturas mínimas superior al aumento de temperaturas máximas, o viceversa) puede, en principio, afectar diferentes procesos fisiológicos que, en definitiva, influyen sobre el rendimiento de un cultivo (Stone, 2001; Porter y Semenov, 2005; Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Sadras y Dreccer, 2015). En este sentido, es necesario considerar: (i) el rango ambiental explorado mencionado anteriormente, es decir, temperaturas nocturnas a las cuales puede estar expuestos los cultivos de trigo y cebada, (ii) los procesos funcionales preponderante bajo el ambiente objetivo, es decir, que procesos se verían más afectados en un escenario de mayor aumento relativo de las temperaturas nocturnas, y fundamentalmente (iii) el nivel de organización biológico sobre el cual focalizar el estudio (Figura 1.1), el cual debe resultar relevante para diseñar estrategias de adaptación frente al cambio climático.

A escala de órgano o individuo, algunos procesos involucrados en el crecimiento como la fotosíntesis y la transpiración están concentrados durante el día, por lo cual deberían ser más sensibles a las temperaturas máximas, mientras que otros como la respiración ocurren tanto de día como de noche, pudiendo ser afectados tanto por temperaturas máximas como mínimas (Taiz y Zeiger, 2002; Lambers et al., 2008). Por su parte, procesos de desarrollo, como la tasa de diferenciación y aparición de órganos, responden en forma universal a la temperatura (Slafer y Rawson, 1994; Parent y Tardieu, 2012), por lo cual tanto temperaturas mínimas como máximas tienen impacto sobre dichos procesos. Por otra parte, la respuesta de un determinado proceso fisiológico a las variaciones de temperatura puede ser diferente a la de otro proceso (Figura 1.1). Tanto la forma en la que cambia la tasa del proceso con variaciones de la temperatura, como sus temperaturas cardinales, i.e. temperaturas base y crítica donde la tasa es nula y rango óptimo (temperatura óptima acotada o plateau) donde la tasa es máxima, son características de cada proceso (Slafer y Rawson, 1994; Slafer y Rawson, 1995a; Porter y Gawith, 1999). En términos absolutos, la fotosíntesis y la respiración tienen un cambio de tasa no lineal, asintótico en el primer caso y exponencial en el segundo, con un claro y extendido plateau para fotosíntesis, y una caída abrupta en respiración cuando la temperatura excede la temperatura óptima (Lambers et al., 2008). En cambio, la tasa de desarrollo (i.e. la recíproca de la duración de una determinada fase) se acelera en forma lineal a medida que la temperatura incrementa hasta la temperatura óptima (Slafer y Rawson, 1994). La otra diferencia importante, obviamente, es la mencionada temperatura óptima, la cual es menor para fotosíntesis y desarrollo con respecto a la respiración.

Si bien se conoce la respuesta a la temperatura, tanto de procesos de desarrollo como de crecimiento y/o partición, el impacto relativo de mayores temperaturas nocturnas sobre cada uno de éstos es menos predecible a nivel de cultivo (Figura 1.1). Considerando procesos funcionales, modificaciones en las temperaturas nocturnas podrían afectar tanto el crecimiento, fundamentalmente a través de la respiración, como el desarrollo de los cultivos. Sin embargo, respuestas de procesos observadas a nivel de órgano o, en el caso

de algunos atributos, de planta, tales como la tasa de intercambio gaseoso foliar, suelen diferir cuando se las extrapola a nivel de canopeo (Boote y Pickering, 1994; Stöckle y Kemanian, 2009; Passioura, 2010; Sadras y Richards, 2014; Peraudeau et al., 2015), resaltando la importancia de estudios a nivel de cultivo. Como se mencionó anteriormente, el nivel de organización para el cual se pretende generar información no es un aspecto menor y debe ser correctamente identificado. Teniendo como objetivo la generación de información útil para diseñar estrategias de adaptación de trigo y cebada al cambio climático, el presente trabajo hará foco en la respuesta a variaciones en la temperatura nocturna de procesos funcionales a escala de cultivo, relevantes para la determinación del rendimiento (Ecuaciones 1.3 y 1.4).

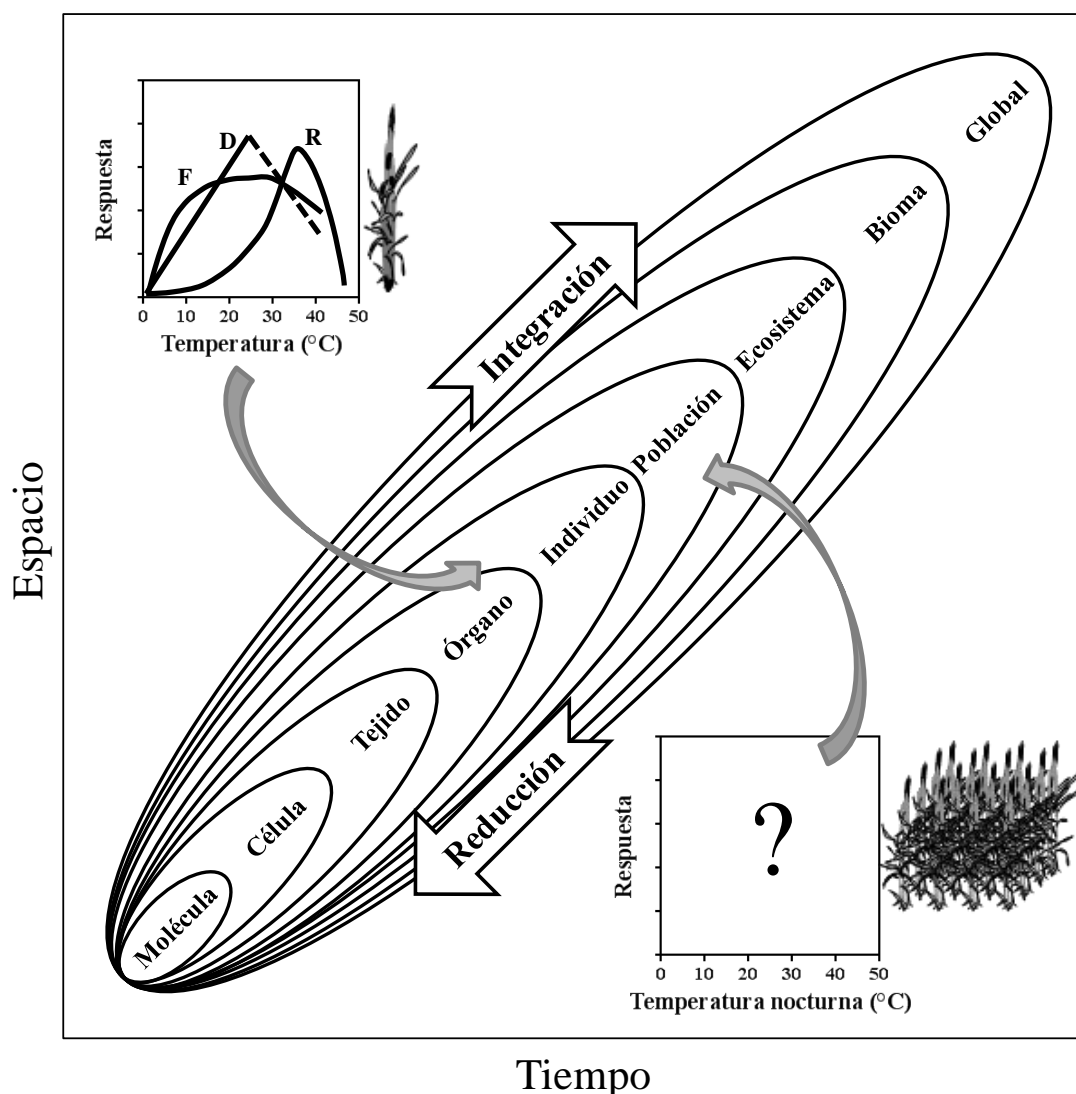


Figura 1.1. Niveles de organización biológica relevantes para la agricultura (adaptado de Sadras y Richards, 2014), abordados por dos formas de estudio, la reducción o la integración funcional (adaptado de Passioura, 2010). Se indica (i) la respuesta a variaciones de temperatura de procesos fisiológicos a nivel de órgano o individuo como diferenciación de órganos (D), fotosíntesis (F) o respiración (R), para una especie de metabolismo C3 como trigo o cebada (adaptado de Slafer y Rawson, 1995b; Stone, 2001; Porter y Semenov, 2005; Lambers et al., 2008), y (ii) la necesidad de generar conocimiento sobre la respuesta a variaciones de temperatura nocturna de procesos de desarrollo, crecimiento y partición a nivel de cultivo.

Haciendo foco en la determinación del NG en trigo y cebada (Ecuación 1.3), sobre la base de procesos funcionales conocidos, así como también evidencias provenientes de otros cultivos, la duración del período crítico (principalmente) y la EUR durante esta etapa podrían resultar los atributos del cultivo más afectados por el incremento de las temperaturas nocturnas. En maíz, noches más cálidas (ca. 5 °C más que la temperatura ambiente) aceleraron el desarrollo reduciendo la duración del período crítico y, por ende, la cantidad de radiación interceptada acumulada durante este período, con el consecuente impacto negativo sobre el NG (Cantarero et al., 1999). La fracción de RFA interceptada por el canopeo durante el período crítico no debería ser afectada por mayores temperaturas nocturnas en cultivos sin limitaciones hídricas, nutricionales ni bióticas (i.e. plagas, malezas y/o enfermedades) cuya fecha y densidad de siembra ha sido manejada adecuadamente (Richards, 2000). La EUR integra efectos de fotosíntesis dentro del canopeo y pérdida de asimilados a través de la fotorespiración, respiración y senescencia (si es que ocurre durante el período), resultando ser un atributo robusto e integrador de procesos de crecimiento a nivel de cultivo (Monteith, 1977; Sinclair y Muchow, 1999). Dado que la respiración se incrementa con la temperatura (Penning de Vries et al., 1979), se podría esperar un impacto negativo de mayores temperaturas nocturnas sobre la EUR (Grant et al., 2011). Sin embargo, evidencias en maíz (Cantarero et al., 1999) y arroz (Peraudeau et al., 2015) sugieren que el efecto de las noches cálidas sobre la respiración podría ser despreciable a nivel de cultivo. Finalmente, tanto la partición de biomasa a espiga como la eficiencia reproductiva difícilmente sean afectadas por noches más cálidas dentro del rango de moderadamente altas temperaturas. De hecho, mayores eficiencias reproductivas fueron observadas con altas temperaturas diurnas (Dreccer et al., 2014), pero este efecto puede ser opuesto si las mismas exceden los 30 °C, conduciendo al aborto de flores o granos (Saini y Aspinall, 1982).

En lo que respecta a la determinación del PG, los atributos fisiológicos con los que generalmente se lo analiza, i.e. tasa y duración del llenado (Ecuación 1.4), son claramente dependientes de la temperatura (Egli, 1981; Wardlaw y Wrigley, 1994; Egli, 2006). Temperaturas medias dentro del rango entre 15 y 18 °C son consideradas óptimas para obtener el máximo PG (Chowdhury y Wardlaw, 1978; Calderini et al., 1999b). Cuando la temperatura excede estos valores, la respuesta de los cereales de invierno durante el llenado de granos, dentro del rango de temperaturas moderadamente altas, está mayormente caracterizada por cambios en la tasa y duración de los procesos fisiológicos. En este sentido, a medida que la temperatura se incrementa el PG se reduce como consecuencia de un acortamiento de la duración del llenado, el cual no es completamente compensado por el posible incremento en la tasa (Tashiro y Wardlaw, 1989). La temperatura afecta la duración del llenado a través de su impacto sobre la tasa de desarrollo, mientras que la tasa de llenado puede ser afectada tanto directa como indirectamente debido al impacto de la temperatura sobre la disponibilidad de asimilados (Wardlaw et al., 1980; Egli, 2006). La contribución al llenado de granos de las reservas almacenadas en tallos (i.e. carbohidratos no estructurales) es mayor cuando la fotosíntesis del cultivo, principal fuente de asimilados, se ve limitada (Blum, 1998; Asseng y van Herwaarden, 2003). Una senescencia acelerada del cultivo debido a altas temperaturas es frecuentemente reportada como causa de la mayor removilización de reservas (Blum et al., 1994), lo cual puede no implicar necesariamente una falta de asimilados para el llenado de granos. Por lo tanto, es necesario determinar si la menor duración (en días calendarios) del área foliar verde y el mayor consumo diario de reservas, producto del acortamiento del llenado de granos frente a incrementos térmicos (dentro del rango de temperaturas moderadamente altas), trae aparejado una falta de asimilados a los granos en crecimiento.

1.1.4. Generación de información útil para diseñar estrategias de adaptación: utilidad de experimentos a campo y modelos de simulación de cultivos

El impacto de las temperaturas medias y máximas sobre la generación del rendimiento ha sido frecuentemente más estudiado que el de las temperaturas mínimas (i.e. temperaturas nocturnas). Durante los últimos años diversas disciplinas, como por ejemplo la fisiología de cultivos, la meteorología, la ecología y la estadística, han destinado esfuerzos en comprender y predecir las posibles consecuencias del cambio climático global sobre la productividad de los cultivos (Porter y Semenov, 2005; Lobell et al., 2011). Varios de estos trabajos se focalizan en el efecto de mayores temperaturas y aumentos en las concentraciones atmosféricas de dióxido de carbono (e.g. Mitchell et al., 1995; Wheeler et al., 1996b), centrándose en la temperatura media, sin discernir entre temperaturas extremas (Porter y Gawith, 1999). En este campo, el estrés por calor ha acaparado gran atención, analizando principalmente los efectos de episodios de muy altas temperaturas (e.g. Wardlaw y Wrigley, 1994; Stone, 2001; Farooq et al., 2011). Teniendo en cuenta los dos principales aspectos del calentamiento global y considerando procesos funcionales, estudios destinados a evaluar el impacto de incrementos graduales en la temperatura nocturna sobre la determinación del rendimiento son menos frecuentes que aquellos focalizados en eventos térmicos extremos.

Entre las metodologías utilizadas para analizar el impacto de variaciones en temperatura nocturna sobre el rendimiento de trigo (principalmente) y cebada, así como en otros cereales, los experimentos a campo son escasos debido a la mayor complejidad para modificar el ambiente térmico que tienen con respecto a las condiciones controladas. La mayoría de los trabajos sobre el tema pueden dividirse en dos categorías: (i) experimentos en cámaras de crecimiento donde uno o pocos parámetros climáticos varían y el resto se mantienen constantes, encontrándose ejemplos en trigo (Wardlaw et al., 1980; Moot et al., 1996; Prasad et al., 2008), arroz (Ziska y Manalo, 1996; Mohammed y Tarpley, 2009; Mohammed y Tarpley, 2010) o sorgo (Manunta y Kirkham, 1996; Prasad y Djanaguiraman, 2011), y (ii) análisis retrospectivos del impacto de variaciones climáticas sobre productividad de los cultivos, los cuales utilizan series climáticas históricas y datos observados en redes territoriales de ensayos comparativos de rendimiento (Nicholls, 1997; Peng et al., 2004; Lobell et al., 2005; Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Tao et al., 2008) o simulados (Magrin et al., 2005; Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Magrin et al., 2009). En tercer lugar aparecen los experimentos a campo, los cuales si bien son más complejos en su implementación son más aplicables a la realidad productiva. En este caso, las metodologías más utilizadas para incrementar la temperatura nocturna en cultivos de granos se basan en la colocación de estructuras (i.e. carpas o micro-invernáculos) de calentamiento sobre el canopeo (e.g. Savin et al., 1996; Ugarte et al., 2007) durante la noche (Peters et al., 1971; Cantarero et al., 1999; Izquierdo et al., 2002), o la instalación de lámparas infrarrojas sobre el cultivo (Kimball, 2005; Kimball et al., 2008). Estos últimos dispositivos conforman un sistema abierto y han sido utilizado por los pocos trabajos publicados hasta el momento (Grant et al., 2011; White et al., 2011; Fang et al., 2012). Sin embargo, tienen la desventaja de que no aumentan la temperatura en forma homogénea en toda la parcela, lo cual se magnifica con incrementos en la velocidad del viento (Kimball, 2005). Las carpas de calentamiento, en cambio, generan un aumento de temperatura homogéneo, aunque deben tener aberturas que permitan la circulación de aire para evitar altas concentraciones de dióxido de carbono y condensación de humedad dentro de las mismas. Estas posibles desventajas, las cuales deben ser tenidas en cuenta, no invalidan la utilización de estas metodologías en los experimentos a campo, ya que si bien los experimentos en condiciones controladas son útiles para entender la respuesta detallada de las plantas a factores ambientales

específicos, pueden diferir considerablemente de las condiciones de campo, donde las variaciones en temperatura son irregulares y no sistemáticas, resultando difícil extrapolar resultados a condiciones productivas (Savin et al., 1996).

Los modelos de simulación de cultivos, si bien son una simplificación de la realidad, resultan una herramienta clave para evaluar diferentes estrategias de adaptación de la producción agrícola a la variabilidad y cambio climático (Bert et al., 2006; Zheng et al., 2012; Asseng et al., 2015b; Chenu, 2015). Estos modelos integran el conocimiento adquirido en varias disciplinas, utilizando algoritmos matemáticos para simular el desarrollo, crecimiento y partición, y por ende el rendimiento, de un determinado genotipo en función de las condiciones edáficas, climáticas y de manejo (Boote et al., 1996; Hoogenboom et al., 2004). La mayoría de los modelos de simulación de cultivos más utilizados y validados en el mundo en general y en la Región Pampeana en particular, están incluidos en dos reconocidos sistemas, el Sistema de Apoyo en Decisiones Agrotecnológicas (DSSAT, Jones et al., 2003) y el Sistema Simulador de Producción Agrícola (APSIM, Keating et al., 2003; Holzworth et al., 2014). En la actualidad, si bien suelen ser necesarias validaciones y calibraciones de un evento particular no considerado mediante nuevos experimentos a campo, resultados experimentales son extrapolados a escenarios futuros mediante el uso de modelos de simulación previamente evaluados en diferentes ambientes (Asseng et al., 2015b).

La respuesta de trigo a los incrementos térmicos registrados en la Región Pampeana ha sido objeto de estudios de simulación. Basados en registros climáticos de 1930 al 2000 y simulaciones del CERES-Wheat (modelo incluido en DSSAT), Magrin et al. (2009) indicaron que el rendimiento potencial de trigo en Pergamino se redujo debido al incremento de las temperaturas mínimas (ca. 7% por °C) durante octubre y noviembre, meses en los cuales ocurre gran parte del período crítico y llenado de granos. Por otra parte, en línea con los posibles procesos funcionales afectados por mayores temperaturas nocturnas, Sadras y Monzon (2006) cuantificaron cambios en la fenología de trigo para 17 localidades de la Región Pampeana (utilizando CERES-Wheat, DSSAT) y 53 del cinturón triguero Australiano (utilizando APSIM) durante los períodos 1971-2000 y 1957-2000, respectivamente. El incremento de la temperatura media, asociado principalmente al incremento en la temperatura mínima, redujo el ciclo del cultivo debido a fundamentalmente a un acortamiento de la etapa pre-floración (ca. 7 días por °C de incremento en la temperatura media). La caracterización y cuantificación a nivel regional de la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas es importante para dimensionar el problema. Teniendo en cuenta estos antecedentes, los modelos de simulación agronómica pueden resultar ser una aproximación útil para evaluar la respuesta de los cultivos.

Considerando que los patrones fenológicos determinan mayormente la adaptación de un cultivo a un determinado ambiente (Slafer y Whitechurch, 2001), se sugieren siembras más tempranas y/o cultivares de ciclo más largo como estrategias de adaptación rápidamente adoptables en respuesta al calentamiento global (Zheng et al., 2012; Fischer et al., 2014). De hecho, una alta proporción de productores de la Región Pampeana deciden sembrar trigo y/o cebada lo más temprano posible a fin de evitar muy altas temperaturas (i.e. golpes de calor) durante el llenado de granos, y fundamentalmente, liberar tempranamente el lote para realizar un doble cultivo (e.g. trigo-soja), de modo de exponer al segundo a mejores condiciones foto-termales e hídricas (Calviño y Monzon, 2009; Andrade et al., 2015). En este sistema, la ocurrencia de heladas tardías tiene un peso importante a la hora de elegir la fecha de siembra y el cultivar. A pesar de que se proyectan adelantos en la fecha de última helada bajo escenarios de mayores temperaturas nocturnas, es un evento con gran variación espacial (Fernández-Long et al., 2013; Zheng

et al., 2015) y su ocurrencia en escenarios climáticos futuros no se descarta (Sillmann *et al.*, 2013b). La evaluación de estas estrategias de adaptación a mayores temperaturas nocturnas en trigo y cebada es otro aspecto importante a analizar mediante el uso de modelos de simulación de cultivos.

1.2. Objetivos e hipótesis del trabajo

1.2.1. Objetivo general

Estudiar y cuantificar la respuesta de cultivos de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas, dentro del rango de moderadamente altas (i.e. temperatura media entre 15 y 25-30 °C con temperaturas máximas hasta ca. 32 °C), mediante la evaluación de procesos fisiológicos involucrados en la determinación del rendimiento, base necesaria para diseñar estrategias de manejo y mejora que permitan adaptar estos cultivos a escenarios más cálidos.

1.2.2. Objetivos específicos

Objetivo 1: Estudiar y cuantificar en experimentos a campo el impacto de mayores temperaturas nocturnas, dentro del rango de moderadamente altas, durante el período crítico sobre procesos de desarrollo, crecimiento y partición de asimilados que influyen en la determinación del rendimiento en trigo y cebada.

Objetivo 2: Estudiar y cuantificar en experimentos a campo el impacto de mayores temperaturas nocturnas, dentro del rango de moderadamente altas, durante el llenado de granos sobre procesos de desarrollo y crecimiento que influyen en la determinación del rendimiento en trigo y cebada.

Objetivo 3: Cuantificar la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas en localidades representativas de la Región Pampeana y explorar posibles estrategias de adaptación, mediante el uso de modelos de simulación de cultivos.

1.2.3. Hipótesis y predicciones

Hipótesis 1: Mayores temperaturas nocturnas afectan el rendimiento de trigo y cebada al reducir la duración del período crítico, afectando la captura, pero no la eficiencia de utilización ni partición de recursos.

Predicción 1.1: Menor rendimiento y captura de radiación al reducir la duración de las etapas en cultivos de trigo y cebada expuestos a mayores temperaturas nocturnas dentro del rango de moderadamente altas.

Predicción 1.2: Igual eficiencia de uso de la radiación y partición de biomasa a grano en cultivos de trigo y cebada expuestos a diferentes temperaturas nocturnas dentro del rango de moderadamente altas.

Hipótesis 2: Mayores temperaturas nocturnas afectan el peso de grano en trigo y cebada debido a un efecto directo sobre el desarrollo no mediado por la disponibilidad de asimilados para el llenado de granos.

Predicción 2.1: Menor peso y duración del llenado de granos en cultivos de trigo y cebada expuestos a mayores temperaturas nocturnas dentro del rango de moderadamente altas.

Predicción 2.2: Igual duración del área foliar y consumo de reservas almacenadas en tallos en cultivos de trigo y cebada expuestos a diferentes temperaturas nocturnas dentro del rango de moderadamente altas, luego de descartar el efecto directo de la temperatura sobre el desarrollo (i.e. análisis en unidades térmicas).

1.3. Estructura de la tesis

Para cumplir con los objetivos planteados y poner a prueba las hipótesis formuladas, se analizó la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas mediante aproximaciones y herramientas características de la fisiología de cultivos como experimentos a campo y ejercicios de simulación agronómica. La tesis está organizada en 5 capítulos. En el capítulo 1 (**Introducción general**) se describe el contexto que da origen a las preguntas y objetivos de esta tesis, exponiendo antecedentes sobre el tema, los cuales dan sustento a las hipótesis. La tesis continúa con 3 capítulos de resultados donde se analiza la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas con dos niveles de aproximación. En los capítulos 2 (**Noches más cálidas durante el período crítico: impacto sobre la determinación del rendimiento en trigo y cebada**) y 3 (**Noches más cálidas durante el llenado de granos: impacto sobre la determinación del rendimiento en trigo y cebada**) se analiza, a partir de experimentos a campo donde un cultivar de trigo y uno de cebada fueron expuestos a mayores temperaturas nocturnas por medio del uso de carpas de calentamiento diseñadas y construidas para tal fin, la respuesta de procesos de desarrollo, crecimiento y partición durante dos etapas claves para la generación del rendimiento, el período crítico y el llenado de granos, respectivamente. Los resultados de estos capítulos permiten cumplir con el primer y segundo objetivo específico de la tesis, y poner a prueba las hipótesis 1 y 2. Además, ambos capítulos sirven de base para entender respuestas regionales y explorar posibles estrategias de adaptación en el capítulo 4 (**Noches más cálidas en la Región Pampeana: impacto sobre el rendimiento de trigo y cebada y posibles estrategias de adaptación**). En este capítulo se escala a nivel regional, mediante el uso de modelos de simulación de cultivos, y los resultados obtenidos permiten cumplir con el tercer objetivo específico de la tesis. Finalmente, en el capítulo 5 (**Consideraciones finales**) se contrastan las hipótesis, se discute el alcance de los principales resultados obtenidos y se consideran las implicancias para futuras investigaciones y aplicaciones prácticas de los mismos.

CAPÍTULO 2.

Noches más cálidas durante el período crítico: impacto sobre la determinación del rendimiento en trigo y cebada²

² Los principales resultados de este capítulo están incluidos en: *García, G.A., Dreccer, M.F., Miralles, D.J., Serrago, R.A., 2015. High night temperatures during grain number determination reduce wheat and barley grain yield: a field study. Global Change Biol. 21, 4153-4164.*

2.1. Introducción

El diseño de estrategias robustas de adaptación a mayores temperaturas nocturnas, tanto manejo como mejora del cultivo, se basará en el conocimiento y la cuantificación del impacto sobre procesos y atributos claves para la determinación del rendimiento (Asseng et al., 2009; Fischer et al., 2014). La respuesta a la temperatura de procesos de crecimiento y desarrollo ha sido estudiada principalmente a nivel de órgano (e.g. fotosíntesis foliar o tasa de diferenciación de espiguillas) y solo puede ser cuidadosamente trasladada a nivel de cultivo, teniendo la precaución de considerar la estructura del canopeo y el balance de energía (Sadras y Richards, 2014; Peraudeau et al., 2015; Sadras y Dreccer, 2015). Regresiones empíricas entre rendimientos (principalmente de trigo) observados y/o simulados y datos históricos de temperatura muestran una fuerte correlación entre el rendimiento de cereales de invierno y la temperatura mínima (Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Magrin et al., 2009; Peltonen-Sainio et al., 2010). En general, a mayores temperaturas nocturnas, menores rendimientos. La información generada a nivel de cultivo es escasa, pero crece gradualmente (Fischer y Maurer, 1976; Ottman et al., 2012; Lizana y Calderini, 2013) debido a su marcada relevancia a nivel productivo. En este sentido, a pesar de la relevancia estratégica de estos cereales, el impacto de mayores temperaturas nocturnas no ha sido completamente evaluado hasta el momento en los cultivos de trigo y cebada (Capítulo 1).

Las condiciones de crecimiento previas e inmediatamente posteriores a floración tienen gran impacto en la determinación del rendimiento de trigo y cebada, ya que en dicho momento se está definiendo el NG (Fischer, 1985; Arisnabarreta y Miralles, 2008; Fischer, 2008) y el PG potencial de estos cultivos (Calderini et al., 1999a; Bingham et al., 2007b). Es por ello que el período entre el estado de tercer nudo detectable (DC33) y aproximadamente 10 días luego de DC65 (DC65+10d; Zadoks et al., 1974) es considerado crítico para la determinación del rendimiento en trigo y cebada. El NG, principal componente del rendimiento (Peltonen-Sainio et al., 2007; Fischer, 2008; Slafer et al., 2014), puede analizarse mediante una aproximación (Ecuación 1.3) basada en la disponibilidad, utilización y partición de asimilados a las espigas durante el período crítico (Fischer, 1984), lo cual brinda información funcionalmente útil para diseñar estrategias de manejo y/o mejora (Slafer, 2003; Reynolds et al., 2012; Sadras y Richards, 2014).

Mayores temperaturas nocturnas pueden, en principio, afectar diferentes procesos fisiológicos (e.g. tasa de desarrollo, respiración) que, en definitiva, influyen sobre el rendimiento de un cultivo (Stone, 2001; Porter y Semenov, 2005; Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Sadras y Dreccer, 2015). Sin embargo, es necesario considerar el proceso funcional preponderante bajo el ambiente objetivo, el rango ambiental explorado, y fundamentalmente, el nivel de organización biológico relevante para diseñar estrategias de adaptación frente al cambio climático (Capítulo 1). Haciendo foco en la determinación del NG y teniendo en cuenta evidencias previas y procesos funcionales conocidos, la duración del período crítico (principalmente) y la EUR durante esta etapa serían los atributos fisiológicos más afectados por el incremento de temperaturas nocturnas. En cultivos sin limitaciones hídricas, nutricionales o bióticas, la fracción de RFA interceptada por el canopeo durante el período crítico no debería ser mayormente afectada. En el mismo sentido, la partición de biomasa a las espigas y la eficiencia reproductiva, tampoco deberían verse afectadas por incrementos de la temperatura dentro del rango de moderadamente altas (i.e. temperatura media entre 15 y 25-30 °C con temperaturas máximas hasta ca. 32 °C; Wardlaw y Wrigley, 1994; Stone et al., 1995; Savin et al., 1997).

El presente capítulo tuvo como objetivo estudiar y cuantificar el impacto de mayores temperaturas nocturnas, dentro del rango de moderadamente altas, durante el período crítico sobre procesos de desarrollo, crecimiento y partición de asimilados que influyen en la determinación del rendimiento en trigo y cebada. El trabajo, focalizado en la fisiología comparada de cultivos en experimentos a campo, puede brindar información extrapolable a condiciones productivas.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Condiciones experimentales y manejo del cultivo

Los resultados del presente capítulo se obtuvieron a partir de experimentos a campo que combinaron (i) dos cultivos, un trigo pan y una cebada de 2 hileras con aptitud maltera, bajo (ii) dos regímenes de temperatura nocturna durante el período crítico, temperatura nocturna ambiente (i.e. cultivos no calentados) y mayor temperatura nocturna (i.e. cultivos calentados), en (iii) dos ambientes fototermales contrastantes. Los experimentos se realizaron en el campo experimental de la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires (34° 35' S, 58° 29' O, 26 msnm), sobre un suelo arcillo-limoso, clasificado como Argiudol Vértico (SoilSurveyStaff, 2014), con 3.8% de materia orgánica y pH de 6.7. Los materiales utilizados fueron cultivares comerciales (trigo 'Baguette 13 Premium' y cebada 'Scarlett') de hábito primaveral (i.e. bajos o nulos requerimientos de vernalización) y baja sensibilidad al fotoperíodo (Alzueta et al., 2014; Gomez et al., 2014). Ambos cultivares se eligieron por presentar una fenología similar, principalmente tiempo a floración (Miralles et al., 2007; Alzueta et al., 2014), y alto rendimiento potencial. Al momento del diseño del proyecto, 'Baguette 13 Premium' era uno de los trigos de ciclo intermedio-corto más utilizado por los productores de la Pampa Ondulada, mientras que 'Scarlett' se sembraba en más del 80% del área destinada a este cultivo en Argentina. Con el fin de explorar condiciones de radiación solar y temperatura contrastantes durante el período crítico, los cultivos se sembraron en fechas diferentes, tardía en 2011 (6 de agosto) y temprana en 2013 (6 de junio). La densidad de siembra se ajustó de acuerdo a la fecha de siembra, 400 y 300 plantas por m² en 2011 y 2013, respectivamente. Los cultivos se sembraron con sembradora experimental (dosificación a cono) a una distancia entre hileras de 0.175 m. A lo largo de la tesis, la combinación entre año y fecha de siembra será llamada "ambiente fototermal". Los cultivos fueron conducidos sin limitaciones hídricas, nutricionales o bióticas. En todos los casos, las precipitaciones ocurridas durante el ciclo de los cultivos se complementaron con riego por goteo, manteniendo el contenido hídrico del suelo cercano a capacidad de campo. Una semana previa a la siembra de los cultivos, se realizaron muestreos de suelo (primeros 0.2 y 0.6 m del perfil) para determinar la disponibilidad de nutrientes. En base a estos muestreos, se realizaron aplicaciones de urea granulada a la siembra y en macollaje para alcanzar una disponibilidad de 180 kg por ha de nitrógeno (i.e. contenido de nitrógeno del suelo más el nitrógeno agregado con el fertilizante en los primeros 0.6 m del perfil). Si bien los análisis de suelos indicaron valores de fósforo extractable mayores a 20 ppm (primeros 0.2 m del perfil), igualmente un día antes de la siembra se volearon e incorporaron 100 kg por ha de superfosfato triple. La aplicación de otros nutrientes, azufre principalmente, no fue necesaria por presentar el suelo altos valores a la siembra. La presencia de malezas, enfermedades y plagas fue prevenida y/o controlada mediante tratamientos químicos comúnmente recomendados.

Los experimentos se realizaron bajo un diseño en parcelas divididas completamente aleatorizado con 3 repeticiones en cada ambiente fototermal, donde los

cultivos fueron considerados como parcelas principales y los regímenes de temperatura nocturna como sub-parcelas. Cada sub-parcela fue de 4 m de largo y 1.25 de ancho (i.e. 7 surcos distanciados a 0.175 m). El incremento de la temperatura nocturna se logró mediante el uso de carpas de calentamiento portátiles diseñadas y construidas para tal fin, las cuales fueron colocadas sobre el cultivo solamente durante las noches, entre las 19 y 7 h, durante el período de tratamiento. Se eligió este horario dado que en Buenos Aires la temperatura mínima ocurre mayormente antes de las 7 h durante el período de interés (i.e. primavera). Tanto al atardecer (inicio del calentamiento nocturno) como al amanecer (fin del calentamiento), el nivel de radiación solar fue lo suficientemente bajo como para aumentar la temperatura por encima de lo planificado (i.e. no se registró “efecto invernadero”). El tratamiento de calentamiento nocturno fue aplicado desde DC33 hasta DC65+10d, a fin de coincidir con el período crítico de trigo y cebada. Las carpas de calentamiento portátiles (Figura 2.1) consistieron en una estructura de hierro (3 m de largo, 1.3 m de ancho y 1.3 m de alto) cubierta con polietileno transparente (200 μm de espesor), con techo a “dos aguas” para evitar la acumulación de agua de lluvia, y 4 ruedas de goma que permitieron su fácil desplazamiento. Cada una de estas carpas estuvo equipada con dos calóventores eléctricos (2000 W) conectados a dos sensores de temperatura, monitoreados por una unidad de control automática (Cavadevices, Argentina). Uno de los sensores de temperatura se colocó (a la altura del ápice o espiga según la fenología del cultivo) en el canopeo calentado y el otro en un canopeo no calentado (i.e. sub-parcela cercana), y el sistema fue programado para incrementar la temperatura interior 4 °C (i.e. mayor temperatura nocturna) con respecto a la temperatura exterior (i.e. temperatura nocturna ambiente). Este valor fue elegido como representativo del posible incremento en la temperatura nocturna para mediados o fines de siglo en el sur de Sudamérica, teniendo en cuenta proyecciones de incrementos en la temperatura media de entre 1 y 4.5 °C (Magrin et al., 2007). La resistencia de los calóventores se apagó cada vez que se alcanzó la diferencia de temperatura programada, pero los ventiladores funcionaron permanentemente a fin de reducir la variabilidad espacial de temperatura dentro de la carpa. Se realizó una evaluación previa, colocando carpas sin el sistema de calentamiento sobre cultivos, y no se encontraron diferencias significativas en temperaturas del aire a la altura de la espiga dentro y fuera de la carpa. Por lo tanto, durante el período de tratamiento no se colocaron carpas sobre los cultivos no calentados.



Figura 2.1. Fotografía de las carpas de calentamiento especialmente diseñadas y construidas para incrementar la temperatura nocturna en cultivos de trigo y cebada. La fotografía fue tomada al atardecer, minutos antes de las 19h (horario de inicio del tratamiento).

2.2.2. Mediciones y análisis

Se evaluó la fenología de los cultivos cada 2 o 3 días, utilizando el código decimal (DC) propuesto por Zadoks et al. (1974). Se registraron las fechas de emergencia (DC11), tercer nudo detectable (DC33) y antesis (DC65). DC11 fue registrado cuando el 50% de las plantas de la sub-parcela alcanzaron dicho estadio, mientras que DC33 fue determinado en 20 tallos principales elegidos al azar. En trigo, DC65 fue definido como el 50% de la población de espigas de la sub-parcela con anteras abiertas. En cebada, como DC65 normalmente ocurre previo a que la espiga emerja fuera de la vaina de la hoja bandera, se inspeccionaron (i.e. se abrió la vaina de la hoja) manualmente 20 o más espigas por sub-parcela luego de la aparición de la hoja bandera (DC39), y se definió DC65 cuando el 50% de esas espigas tuvo anteras abiertas. Finalmente, se determinó madurez fisiológica (DC90) mediante el monitoreo de la acumulación de materia seca en los granos, realizándose para ello cosechas destructivas (dos veces por semana desde 10 días post-antesis). A partir de esta información, se calculó la duración (d) del tiempo a antesis (i.e. desde DC11 a DC65), del período crítico (i.e. desde DC33 hasta DC65+10d), y de todo el ciclo del cultivo (i.e. desde DC11 hasta DC90). La duración del período crítico se calculó, además, en unidades de tiempo térmico ($^{\circ}\text{Cd}$), utilizando temperatura media diaria (ambiente o incluyendo el incremento de la temperatura nocturna) y asumiendo una temperatura base de 4.5°C (Fischer, 1985). Los datos de temperatura ambiente se registraron en una central meteorológica ubicada en el mismo campo experimental (Vantage Pro 2, Davis Instruments Co. Inc., EEUU).

Se realizaron cosechas de biomasa aérea (0.5 m de los 5 surcos centrales, i.e. 0.44 m^2) en DC33, DC65+10d y una semana luego de alcanzado DC90. En todos los casos, se tomó una sub-muestra (ca. 20% del peso fresco) y se separó el material vegetal en espigas, tallos (incluidas las vainas de las hojas) y láminas verdes y/o amarillas. Se contó el

número de espigas y tanto las sub-muestras como el resto de la muestra se secaron en estufa de aire forzado (72 h a 60 °C) y se pesaron. Con esta información se determinó la biomasa aérea producida por unidad de área (g m^{-2}), durante el período crítico (i.e. diferencia de biomasa producida entre DC65+10d y DC33) y todo el ciclo del cultivo (i.e. diferencia de biomasa producida entre DC90 y DC33). Las espigas obtenidas en el último corte de biomasa (i.e. una semana luego de DC90), además de ser utilizadas para determinar el número de espigas por unidad de área (espigas m^{-2}), fueron trilladas para calcular el índice de cosecha (i.e. proporción de la biomasa aérea destinada a granos). Finalmente, a madurez de cosecha (ca. dos semanas luego de alcanzada DC90) se cosecharon 1 m de cada uno de los 5 surcos centrales (i.e. 0.88 m^2) de cada sub-parcela y se trillaron con una maquina estacionaria. Con los granos obtenidos se calculó el rendimiento por unidad de área (g m^{-2}), corregido a 0% de humedad, y el PG (mg), para los cual se tomó una sub-muestra de 200 granos, los cuales se secaron en estufa de aire forzado (72 h a 60 °C) y se pesaron. Luego se calculó el NG (granos m^{-2}) como el cociente entre el rendimiento y el PG, y el número de granos por espiga ($\text{granos espiga}^{-1}$) como el cociente entre el NG y el número de espigas por m^2 .

Se midió periódicamente (ca. 2 veces por semana) la fracción de radiación solar interceptada por el cultivo durante el período crítico, utilizando un ceptometro lineal (BAR-RAD 100, Cavadevices.com, Argentina) los días despejados entre las 12 y 14 h. Cada registro consistió en dos mediciones por sub-parcela, la radiación solar incidente colocando el ceptometro sobre el canopeo, y la radiación transmitida con el dispositivo colocado en la base del cultivo (cruzando a 45° los surcos centrales de la sub-parcela). A partir de estas mediciones, se calculó la fracción de radiación solar interceptada por el canopeo al mediodía ($F_{RS.\text{mediodía}}$) como la relación entre la diferencia entre radiación incidente y transmitida y la radiación incidente, y luego se estimó la fracción de radiación solar diaria interceptada por el canopeo (F_{RS}) mediante la aproximación (Ecuación 2.1) propuesta por Charles-Edwards y Lawn (1984).

$$F_{RS} = 2 * F_{RS.\text{mediodía}} / (1 + F_{RS.\text{mediodía}}) \quad (\text{Ecuación 2.1})$$

La fracción de radiación solar interceptada por el canopeo entre dos fechas de medición fue estimada por interpolación lineal, obteniéndose un valor para cada día durante el período crítico. Por otra parte, en la central meteorológica en la que se obtuvo temperatura ambiente, se registraron datos radiación solar global, considerándose como RFA al 50% de la misma (Sinclair y Muchow, 1999). Con esta información se estimó la RFA promedio ($\text{MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y acumulada durante el período crítico (MJ m^{-2}), así como también la fracción de RFA interceptada por el canopeo promedio durante dicha etapa. Conjuntamente con la información proveniente de los cortes de biomasa, se calculó la EUR (g MJ^{-1}) durante el período crítico como el cociente entre la biomasa aérea acumulada y la RFA interceptada y acumulada durante dicha etapa. Finalmente, se calculó la partición de biomasa a espiga como la relación entre el peso seco de espiga obtenido en DC65+10d y la biomasa aérea acumulada durante el período crítico, mientras que la eficiencia reproductiva (granos g^{-1}) se calculó como el cociente entre el NG y el peso seco de las espigas obtenido en DC65+10d.

Los análisis estadísticos requeridos fueron llevados a cabo con InfoStat (Di Rienzo et al., 2010). Todas las variables de respuesta fueron analizadas mediante ANOVA para evaluar los efectos principales del ambiente fototermal, el cultivo, el régimen de temperatura nocturna y sus interacciones, utilizando test de Tukey para detectar diferencias significativas entre medias. Posteriormente, se analizaron relaciones funcionales (e.g. respuesta de un determinado atributo a la variación en temperatura

nocturna) mediante análisis de regresión lineal tipo II, estimando ordenadas al origen y pendientes con el procedimiento lmodel2 de R (Legendre, 2013). A fin de poder comparar los cultivos de trigo y cebada (evitando las diferencias inherentes entre los mismos), el valor de cada atributo (VA) registrado (e.g. rendimiento) se relativizó ($VA_{r,C}$) al promedio de cada cultivo en todos los escenarios ($VA_{\bar{x},C}$), i.e. combinación de ambiente fototermal (año y fecha de siembra) y régimen de temperatura nocturna (Ecuación 2.2).

$$VA_{r,C} = VA / VA_{\bar{x},C} \quad (\text{Ecuación 2.2})$$

La pendiente de la relación entre valores relativos al promedio del cultivo de un determinado atributo ($VA_{r,C}$) y temperaturas mínimas promedio durante la etapa ($\partial VA_{r,C} / \partial T_{min}$, $^{\circ}C^{-1}$) fue considerada como la respuesta ($\% ^{\circ}C^{-1}$) de dicho atributo a los incrementos en la temperatura nocturna (Ecuación 2.3). Esta respuesta permitió hacer comparaciones (i.e. test de pendiente) entre cultivos o atributos.

$$\text{Respuesta} = (\partial VA_{r,C} / \partial T_{min}) * 100 \quad (\text{Ecuación 2.3})$$

2.3. Resultados

2.3.1. Ambientes fototermales e incremento de la temperatura nocturna

Los cultivos de trigo y cebada fueron expuestos a diferentes ambientes fototermales entre años, debido fundamentalmente a las fechas de siembra contrastantes, las cuales cubrieron el rango de fechas recomendado para cereales de invierno en la región (Figura 2.2). El ambiente fototermal 2011 (siembra tardía) se caracterizó por tener, en comparación con el ambiente 2013 (siembra temprana), una mayor temperatura media durante todo el ciclo (ca. $16.8 ^{\circ}C$ vs. $14.1 ^{\circ}C$), un fotoperíodo promedio entre DC11 y DC65 más largo (ca. 13.5 h vs. 12.3 h), y una mayor RFA durante todo el ciclo de los cultivos (ca. $8.8 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ vs. $6.1 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). La combinación entre fotoperíodo más largo y mayor temperatura ambiente dio como resultado un menor tiempo a floración en 2011 con respecto a 2013 (Figura 2.2 y Cuadro 2.1), lo cual fue además reflejado en el ciclo total, tanto de trigo como de cebada (Figura 2.2). Bajo condiciones de temperatura nocturna ambiente, el tiempo entre DC11 y DC90 fue de 100 ± 1 y 146 ± 1 días para trigo, y de 96 ± 1 y 137 ± 2 días para cebada, durante 2011 y 2013, respectivamente.

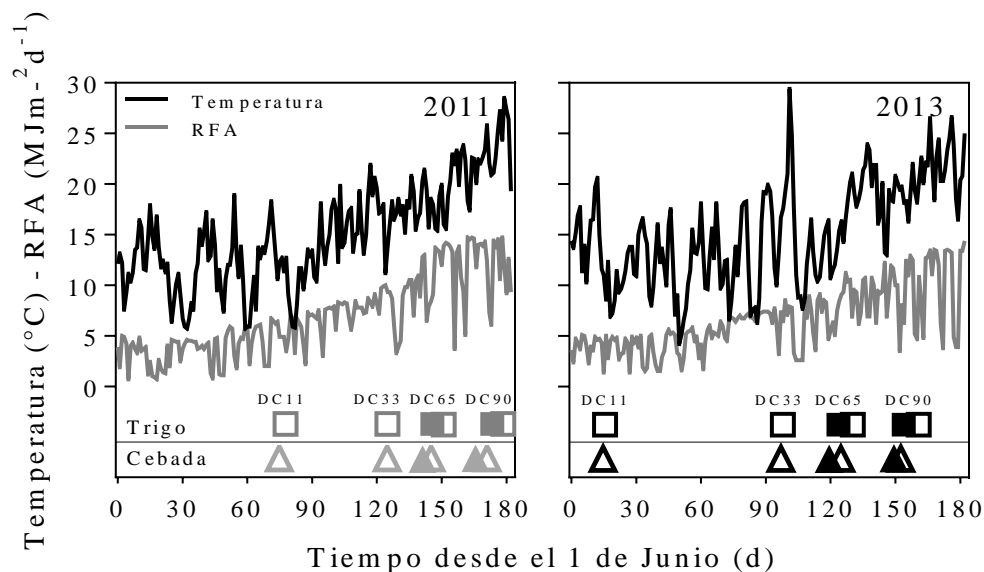


Figura 2.2. Dinámica de la temperatura media diaria y de la radiación fotosintéticamente activa diaria incidente (RFA) durante 2011 (fecha de siembra tardía) y 2013 (fecha de siembra temprana). Se indican los momentos de ocurrencia de eventos fenológicos importantes (fecha promedio de 3 repeticiones) durante el ciclo de los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos), tanto calentados (símbolos llenos) como no calentados (símbolos vacíos). Eventos fenológicos (Zadoks et al., 1974) indicados: emergencia (DC11), tercer nudo detectable (DC33), antesis (DC65) y madurez fisiológica (DC90) del cultivo.

Las modificaciones generadas en el régimen de temperatura nocturna mediante el uso de carpas de calentamiento son presentadas en la Figura 2.3. Las diferencias de temperaturas nocturnas pueden ser apreciadas mediante las dinámicas de la temperatura mínima ambiente y de la mayor temperatura nocturna (i.e. temperatura ambiente más el incremento obtenido en cada día en particular). El incremento de la temperatura nocturna fue similar entre cultivos ($p = 0.35$) y ambientes fototermales ($p = 0.29$). En promedio, el calentamiento incrementó la temperatura del aire a la altura de la espiga ca. 3.9 ± 0.2 °C, independientemente de la temperatura mínima ambiente (inset Figura 2.3). La temperatura mínima promedio durante el período crítico varió entre 11.2 ± 0.1 °C (cebada no calentada en 2013) y 17.2 ± 0.4 °C (trigo calentado en 2011), mientras que la temperatura media promedio varió entre 15.4 ± 0.1 °C y 20.1 ± 0.2 °C (Figura 2.3). Estos rangos de variación de temperatura fueron principalmente originados por el tratamiento de calentamiento, pero además contribuyeron las diferencias térmicas entre ambientes fototermales y en menor medida las pequeñas diferencias en fenología observadas entre trigo y cebada (Figura 2.2). No se registraron eventos de heladas en ningún momento del período crítico, siendo la temperatura mínima en dicho período siempre mayor a 5 °C, tanto en cultivos calentados como bajo condiciones naturales (Figura 2.3). En lo que respecta a eventos de golpes de calor, las temperaturas máximas (i.e. temperaturas ambiente) fueron menores a 29 °C durante el período crítico en ambos cultivos y ambientes fototermales, excepto un día en particular, el cual ocurrió al quinto día de inicio del tratamiento, en que alcanzó los 35.3 °C en 2013 (Figura 2.3). En ese momento aún no se observaban diferencias fenológicas entre cultivos calentados y no calentados, los

cuales estaban en DC34 (cuarto nudo detectable), previo a la etapa de meiosis de los granos de polen (Prasad y Djanaguiraman, 2014). De hecho no se observó esterilidad de espigas en ninguno de los tratamientos.

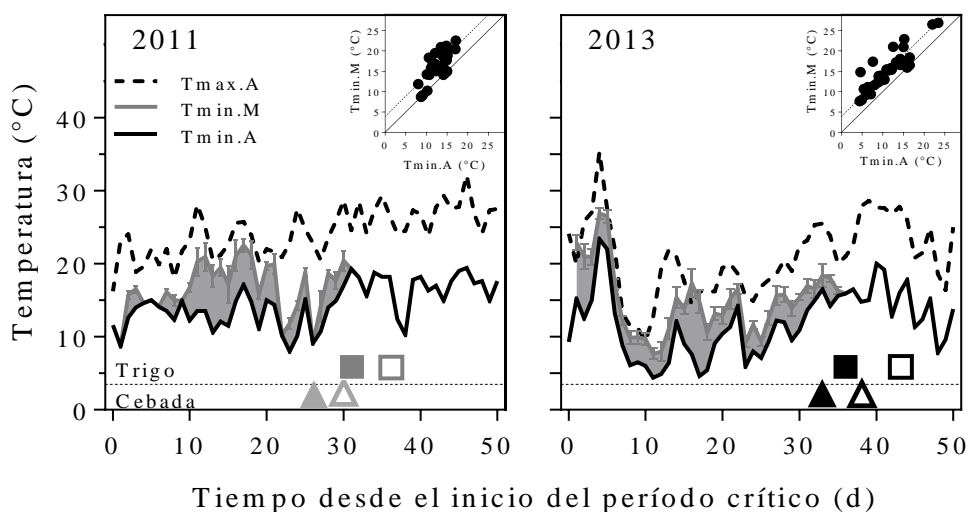


Figura 2.3. Dinámica de la temperatura ambiente mínima ($T_{min.A}$) y máxima ($T_{max.A}$) diaria, y de la mayor temperatura mínima diaria ($T_{min.M}$) durante el período crítico en 2011 (fecha de siembra tardía) y 2013 (fecha de siembra temprana). $T_{min.M}$ se calculó como $T_{min.A}$ más el incremento de la temperatura nocturna alcanzada cada día de tratamiento. El período crítico corresponde a la etapa entre tercer nudo detectable y 10 días post-antesis (i.e. desde DC33 hasta DC65+10d; Zadoks et al., 1974) tanto en trigo como en cebada. Se indica el final de dicho período (fecha promedio de 3 repeticiones) en los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos), tanto calentados (símbolos llenos) como no calentados (símbolos vacíos), durante 2011 (símbolos grises) y 2013 (símbolos negros). Se incluye además (inset) la relación entre $T_{min.M}$ y $T_{min.A}$ registradas a la altura de la espiga o tope del canopeo (previo a espigazón) durante el período de calentamiento. La línea continua indica la relación 1:1, y la punteada el incremento promedio de la temperatura nocturna logrado (ca. 3.9 °C), el cual fue similar entre cultivos ($p = 0.35$) y ambientes fototermales ($p = 0.29$). Los incrementos por sobre el umbral deseado fueron debido a aspectos imponderables del sistema de calentamiento; mientras que los casos nulos (5 días en 2011 y 2 días en 2013) fueron días en los que ocurrieron fuertes tormentas y se dañó el sistema o directamente no se colocaron las carpas.

2.3.2. Impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre la fenología, el rendimiento y sus componentes

Bajo condiciones de temperatura nocturna ambiente (i.e. sin considerar los tratamientos de calentamiento), los cultivos rindieron más en 2013 que en 2011 (ca. 32% en promedio para ambos cultivos), mientras que cebada rindió más que trigo (ca. 20% en promedio para ambos ambientes fototermales) (Cuadro 2.1). En ambos cultivos, en promedio, las diferencias de rendimiento entre ambientes fototermales estuvieron asociadas con un mayor tiempo a floración (ca. 57%) y un mayor número (ca. 13%) y peso (ca. 17%) de granos en 2013 respecto a 2011. En la misma línea, los cultivos produjeron más biomasa en 2013 que en 2011 (ca. 24% en promedio para trigo y cebada). Por otra parte, las diferencias en rendimiento entre cultivos estuvieron asociadas con un mayor establecimiento de granos en cebada respecto a trigo (ca. 14%), debido a un mayor número de espigas en el primero (ca. 85% más que trigo), a pesar de registrar un menor número de granos por espiga (ca. 38% menos que trigo). La biomasa aérea producida

durante todo el ciclo fue similar entre cultivos, pero cebada tuvo un índice de cosecha mayor que trigo (ca. 19% en promedio para 2011 y 2013). Las diferencias en fenología entre trigo y cebada fueron pequeñas en ambos ambientes fototermales, no más de 5 días en tiempo a floración y menos de una semana en todo el ciclo (Cuadro 2.1 y Figura 2.2).

El incremento de la temperatura nocturna durante el período crítico redujo significativamente el rendimiento (ca. 17% en promedio para ambos ambientes fototermales y cultivos, $p < 0.01$) (Cuadro 2.1). En línea con las reducciones del rendimiento, mayores temperaturas nocturnas tuvieron efecto significativo sobre el tiempo a floración ($p < 0.01$), el NG ($p < 0.1$) y el número de espigas por m^2 ($p < 0.01$) (Cuadro 2.1). No se detectaron interacciones significativas entre régimen de temperatura nocturna, cultivo y ambiente fototermal. Bajo mayores temperaturas nocturnas, el tiempo a floración (i.e. DC11-DC65) se redujo ca. 6%, mientras que en el NG la reducción fue de ca. 17%, en promedio para ambos ambientes fototermales y cultivos. Las noches más cálidas afectaron diferencialmente los componentes del NG. El número de espigas por m^2 fue significativamente reducido (ca. 12% en promedio para ambos ambientes fototermales y cultivos), mientras que el número de granos por espiga no fue afectado por el régimen de temperatura nocturna durante el período crítico ($p = 0.17$). Esta reducción en el número de espigas frente a mayores temperaturas nocturnas pudo haber sido consecuencia de una mayor mortandad de macollos, dado que no se detectaron diferencias significativas ($p = 0.26$) en el número de tallos por m^2 al inicio del período crítico entre regímenes de temperatura nocturna. En dicho estadio (i.e. DC33) solo se detectaron diferencias entre ambientes fototermales ($p = 0.02$) o entre cultivos ($p < 0.01$); trigo estableció 1143 ± 42 y 911 ± 112 tallos por m^2 en 2011 y 2013 respectivamente, mientras que cebada alcanzó 1600 ± 71 y 1286 ± 81 tallos por m^2 en 2011 y 2013, respectivamente.

El PG no fue significativamente afectado por el régimen de temperatura nocturna ($p = 0.51$) (Cuadro 2.1). Sin embargo, se detectó una interacción significativa entre ambiente fototermal y temperatura nocturna ($p = 0.02$). En promedio, los granos de los cultivos de trigo y cebada calentados tendieron a ser más pesados (ca. 5%) en 2011 (siembra tardía) y más livianos (ca. 3%) en 2013 (siembra temprana) que los de los cultivos no calentados. Por otra parte, los cultivos expuestos a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico produjeron una significativa menor cantidad de biomasa durante todo el ciclo (ca. 18% en promedio entre ambientes fototermales y cultivos, $p < 0.01$), mientras que la proporción de esta biomasa destinada a granos (i.e. índice de cosecha) no fue significativamente afectada por el régimen de temperatura nocturna ($p = 0.37$) (Cuadro 2.1). En forma similar a lo observado en PG, la interacción entre ambiente fototermal y temperatura nocturna fue estadísticamente significativa para índice de cosecha ($p = 0.03$). Los cultivos calentados, principalmente trigo, tendieron a particionar más biomasa a grano (ca. 7%) en 2011 y menos (ca. 3%) en 2013 que los cultivos no calentados.

Cuadro 2.1. Efecto del ambiente fototermal (AF), el cultivo (C) y el régimen de temperatura nocturna (TN) durante el período crítico sobre el rendimiento, el tiempo entre emergencia y antesis (DC11-DC65; Zadoks et al., 1974), el número de granos por unidad de área (NG), el peso promedio de grano (PG), el número de espigas por unidad de área (NE), el número de granos por espiga (NGE), la biomasa aérea acumulada durante todo el ciclo del cultivo (BA) y el índice de cosecha (IC). Un resumen de los resultados del ANOVA (parte inferior del cuadro) muestra el nivel de significancia de los efectos principales y sus interacciones.

AF	C	TN	Rendimiento (g m ⁻²)	DC11-DC65 (d)	NG (granos m ⁻²)	PG (mg)	NE (espigas m ⁻²)	NGE (granos espiga ⁻¹)	BA (g m ⁻²)	IC
2011	Trigo	TNA _{PC}	481	73	15111	31.9	485	31	1229	0.39
		MTN _{PC}	428	68	12444	34.4	413	30	984	0.44
	Cebada	TNA _{PC}	550	70	16788	32.8	864	20	1206	0.46
		MTN _{PC}	452	66	13435	33.7	730	18	954	0.47
2013	Trigo	TNA _{PC}	607	115	16635	36.4	552	30	1498	0.41
		MTA _{PC}	445	108	12933	34.6	457	28	1192	0.38
	Cebada	TNA _{PC}	753	110	19363	39.0	1050	18	1524	0.49
		MTN _{PC}	670	105	17367	38.6	997	17	1350	0.50
ANOVA		AF	**	**	*	**	*	*	**	ns
		C	**	*	**	*	**	**	ns	**
		TN	**	**	**	ns	**	ns	**	ns
		AF*C	**	ns	ns	*	*	ns	ns	ns
		AF*TN	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	*
		C*TN	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
		AF*C*TN	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Temperatura nocturna ambiente (TNA_{PC}) y mayor temperatura nocturna (MTN_{PC}) durante el período crítico. Resultados del ANOVA: **: p < 0.01, *: p < 0.05, ns: no significativo (p > 0.05).

2.3.3. Impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre los determinantes fisiológicos del número de granos

Bajo condiciones de temperatura nocturna ambiente (i.e. sin considerar los tratamientos de calentamiento), trigo acumuló más RFA interceptada durante el período crítico que cebada (ca. 16% en promedio para ambos ambientes fototermales) como consecuencia directa de una mayor duración de la etapa (ca. 16%) (Cuadro 2.2). A pesar de que la RFA promedio y la fracción de la misma interceptada por el canopeo durante el período crítico fueron significativamente diferentes entre cultivos, las magnitudes fueron pequeñas (ca. 2% y 3%, respectivamente) (Cuadro 2.2). La mayoría de los cultivos interceptaron el 95% de la RFA durante el período crítico (Cuadro 2.2) y las diferencias en RFA promedio durante dicha etapa estuvieron asociadas a las pequeñas diferencias observadas en fenología entre trigo y cebada (Cuadro 2.1 y Figura 2.3). Teniendo en cuenta que la RFA se incrementa continuamente a medida que transcurre la estación de crecimiento, una menor duración del período crítico se traduce en una menor RFA promedio durante la etapa. A pesar de las diferencias en captura de radiación, los cultivos produjeron una cantidad de biomasa similar durante el período crítico (Cuadro 2.2), como consecuencia de la mayor EUR observada en cebada (ca. 20% mayor que en trigo, en promedio para ambos ambientes fototermales). Cebada mostró además una mayor partición de biomasa a espiga que trigo (ca. 10%) (Cuadro 2.2), lo cual explicó las diferencias observadas en NG entre cultivos (Cuadro 2.1).

Teniendo en cuenta la determinación del NG en términos de la disponibilidad, utilización y partición de asimilados a las espigas (Ecuación 1.3), se observó un efecto significativo de mayores temperaturas nocturnas sobre la duración del período crítico ($p < 0.01$), la RFA ($p < 0.01$) y la fracción de RFA interceptada por el canopeo ($p = 0.04$) promedio durante dicha etapa (Cuadro 2.2). Sin embargo, la magnitud del impacto fue mayor sobre la duración del período crítico (reducción de ca. 14% en promedio para ambos cultivos y ambientes fototermales) que sobre la RFA o la fracción de la misma interceptada por el canopeo (reducciones de 3% y 2%, respectivamente). Al acelerarse el desarrollo bajo noches más cálidas la temperatura máxima promedio tendió a reducirse, por lo cual el calentamiento nocturno modificó esta temperatura (ca. 0.6 °C menos en promedio para ambos cultivos y ambientes fototermales) además de la temperatura mínima, y consecuentemente la temperatura media, promedio durante el período crítico (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Efecto del ambiente fototermal (AF), el cultivo (C) y el régimen de temperatura nocturna (TN) durante el período crítico sobre la duración del período crítico (DPC), radiación fotosintéticamente activa diaria incidente (RFA_{PC}), la fracción de RFA_{PC} interceptada por el canopeo (F_{RFA,PC}), la eficiencia en el uso de la radiación (EUR_{PC}), la partición de biomasa a espiga (PBE), la eficiencia reproductiva (ER), la RFA_{PC} interceptada y acumulada (RFAIA_{PC}), y la biomasa aérea acumulada (BA_{PC}) durante el período crítico. Se incluyen las temperaturas mínima (Tmin_{PC}), media (Tmedia_{PC}) y máxima (Tmax_{PC}) promedio durante el periodo crítico. Un resumen de los resultados del ANOVA (parte inferior del cuadro) muestra el nivel de significancia de los efectos principales y sus interacciones.

AF	C	TN	DPC (d)	RFA _{PC} (MJ m ⁻² d ⁻¹)	F _{RFA,PC} -	EUR _{PC} (g MJ ⁻¹)	PBE -	ER (granos g ⁻¹)	RFAIA _{PC} (MJ m ⁻²)	BA _{PC} (g m ⁻²)	Tmin _{PC} (°C)	Tmedia _{PC} (°C)	Tmax _{PC} (°C)
2011	Trigo	TNA _{PC}	36	10	0.93	2.2	0.32	63	336	760	13.8	18.6	23.5
		MTN _{PC}	31	10	0.91	2.4	0.26	70	282	689	17.2	20.1	23.0
	Cebada	TNA _{PC}	30	9.8	0.96	3	0.33	61	284	836	13.0	17.9	22.8
		MTN _{PC}	26	9.5	0.94	2.8	0.4	53	231	635	15.9	19.2	22.6
2013	Trigo	TNA _{PC}	43	7.3	0.96	2.7	0.29	71	300	810	11.8	16.2	20.6
		MTN _{PC}	36	7	0.95	2.6	0.26	81	241	629	15.1	17.3	19.5
	Cebada	TNA _{PC}	38	7.1	0.98	3	0.35	72	263	788	11.2	15.4	19.7
		MTN _{PC}	33	6.9	0.95	3	0.36	82	216	612	14.7	16.9	19.1
ANOVA	AF		**	**	*	ns	ns	*	*	ns	**	**	**
	C		**	*	*	*	*	ns	**	ns	*	**	**
	TN		**	**	*	ns	ns	ns	**	**	**	**	**
	AF*C		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	AF*TN		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**
	C*TN		ns	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	**
	AF*C*TN		ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Temperatura nocturna ambiente (TNA_{PC}) y mayor temperatura nocturna (MTN_{PC}) durante el período crítico. Resultados del ANOVA: **: p < 0.01, *: p < 0.05, ns: no significativo (p > 0.05).

Mayores temperaturas nocturnas redujeron la duración y RFA promedio del período crítico, repercutiendo negativamente en la acumulación de RFA interceptada (Figura 2.4a, b), la cual se redujo ca. 18% en promedio para trigo y cebada en los dos ambientes fototermales (Figura 2.4a, b). En este sentido, a pesar de que el incremento de la temperatura nocturna redujo la fracción promedio de RFA interceptada por el canopeo, este efecto no estuvo asociado con las diferencias observadas en RFA interceptada acumulada (Figura 2.4c), registrándose valores de intercepción cercanos al 95% tanto en cultivos calentados como no calentados (Cuadro 2.2).

La EUR durante el período crítico no fue significativamente ($p = 0.87$) afectada por el régimen de temperatura nocturna (Cuadro 2.2). Por lo tanto, la menor captura de radiación observada bajo mayores temperaturas nocturnas redujo la biomasa aérea acumulada durante el período crítico (ca. 20%, $p < 0.01$) (Cuadro 2.2). Dado que ni la partición de biomasa a espiga ($p = 0.79$) ni la eficiencia reproductiva ($p = 0.43$) fueron afectadas por el régimen de temperatura nocturna (Cuadro 2.2), las reducciones observadas en NG (Cuadro 2.1) estuvieron asociadas con la menor producción de biomasa registrada bajo mayores temperaturas nocturnas, tanto en trigo como en cebada.

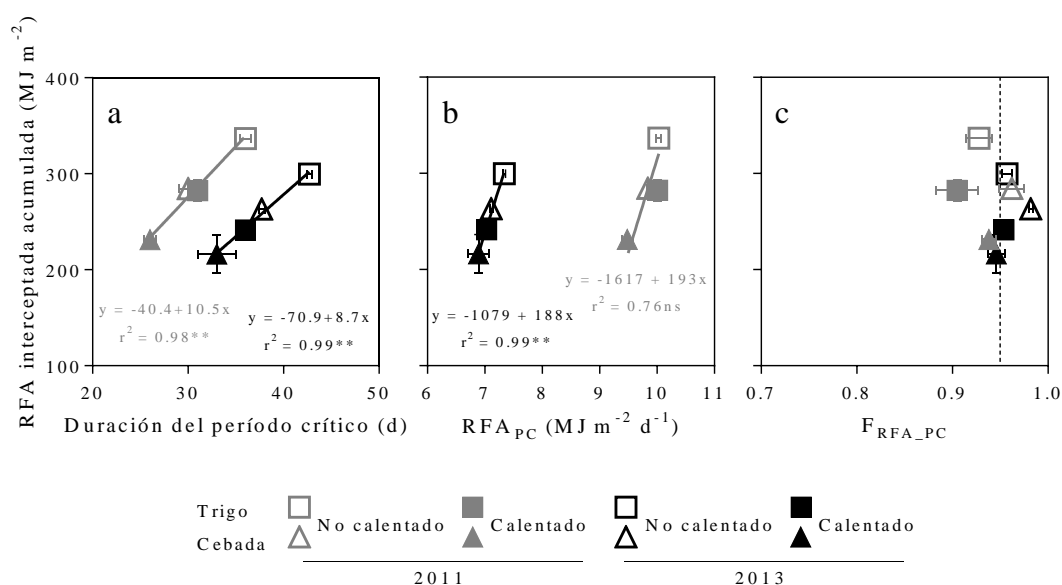


Figura 2.4. Relación entre la radiación fotosintéticamente activa diaria incidente (RFA) interceptada y acumulada durante el período crítico y (a) la duración de la etapa, (b) la RFA promedio durante la etapa (RFAPC), o (c) la fracción de RFAPC interceptada por el canopeo durante la etapa (FRFA.PC). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) calentados (símbolos llenos) o no calentados (símbolos vacíos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). Se indica además la ordenada al origen, la pendiente, el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente al análisis de cada año (i.e. ambiente fototermal) por separado.

El NG se redujo, tanto en trigo como en cebada, ca. 6% por °C de incremento en la temperatura nocturna durante el período crítico (Figura 2.5a). En el rango de temperaturas explorado (i.e. entre 11.2 y 17.2 °C de temperatura mínima promedio), la duración del período crítico tuvo una respuesta similar ($p = 0.96$) a la del NG frente al incremento de la temperatura nocturna (reducción de ca. 6% por °C¹, Figura 2.5b), no ocurriendo lo mismo en el caso de la EUR (Figura 2.5c). Este atributo no respondió significativamente a la modificación de la temperatura nocturna durante el período crítico (Cuadro 2.2). Tanto en NG como en duración del período crítico, las respuestas de trigo y cebada fueron estadísticamente similares ($p = 0.84$ y $p = 0.79$ para NG y duración del período crítico, respectivamente). Las variaciones en rendimiento estuvieron linealmente asociadas a los cambios en NG ($r^2 = 0.91$, $p < 0.01$). El impacto de la temperatura nocturna fue tal que el rendimiento, tanto de trigo como de cebada, se redujo ca. 7% (ca. 76 g m⁻²) por °C de incremento en la temperatura nocturna durante el período crítico (Figura 2.6). Nuevamente, la respuesta de ambos cereales fue estadísticamente similar ($p = 0.62$). Si se considera la temperatura media promedio durante la etapa, esta sensibilidad fue mayor; el rendimiento de ambos cultivos se redujo ca. 10% por °C de incremento en la temperatura media (datos no mostrados). En el caso de temperaturas máximas promedio durante el período crítico, las diferencias generadas por el calentamiento nocturno (entre 0.2 y 1.1 °C menos en cultivos expuestos a mayores temperaturas nocturnas respecto de los expuestos a temperaturas ambiente, Cuadro 2.2) no fueron suficientes como para observar relaciones significativas entre el rendimiento, NG o duración del período crítico y la variación de dicha temperatura durante el período crítico ($p > 0.05$). En cambio, se observó una asociación lineal negativa entre la EUR y la temperatura máxima ($r^2 = 0.56$, $p = 0.03$), pero esta relación se considera más casual que causal dada las marcadas diferencias entre ambientes fototermiales y la ausencia de efecto significativo del régimen de temperatura nocturna sobre el mencionado atributo (Cuadro 2.2).

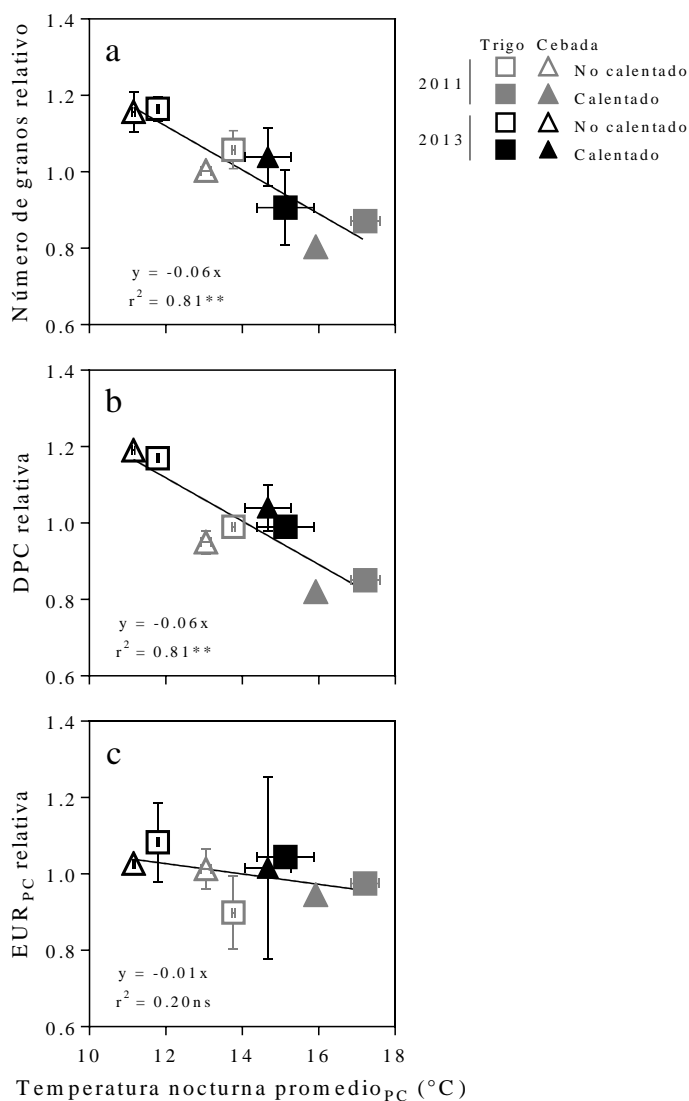


Figura 2.5. Respuesta (a) del número de granos por unidad de área, (b) la duración del período crítico (DPC) o (c) la eficiencia en el uso de la radiación durante la etapa (EUR_{PC}) a la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. A fin de poder comparar los cultivos, el valor de cada atributo se relativizó al promedio del cultivo correspondiente en todos los escenarios (i.e. dos ambientes fototermales con dos regímenes de temperatura nocturna cada uno). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) calentados (símbolos llenos) o no calentados (símbolos vacíos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). Se indica la sensibilidad del atributo (i.e. la pendiente), el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente. En todos los casos, trigo y cebada no mostraron una respuesta estadísticamente diferente, entonces se utilizó una única regresión para ambos cultivos.

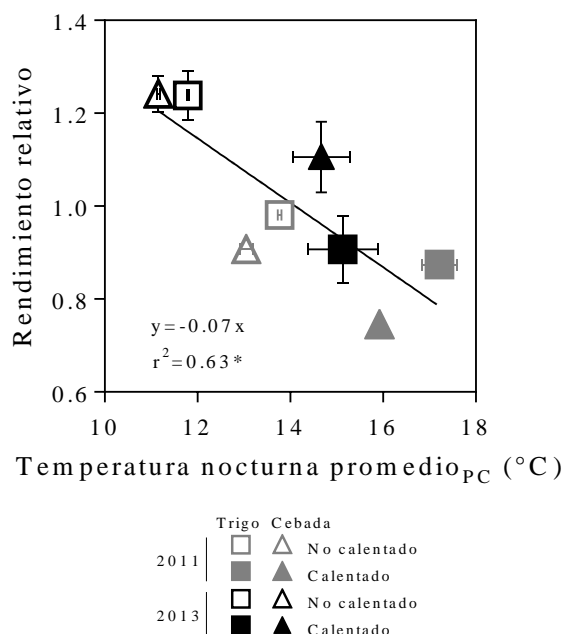


Figura 2.6. Respuesta del rendimiento a la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. A fin de poder comparar los cultivos, el valor de cada atributo se relativizó al promedio del cultivo correspondiente en todos los escenarios (i.e. dos ambientes fototermales con dos regímenes de temperatura nocturna cada uno). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) calentados (símbolos llenos) o no calentados (símbolos vacíos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). Se indica la sensibilidad del atributo (i.e. la pendiente), el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente. Trigo y cebada no mostraron una respuesta estadísticamente diferente, entonces se utilizó una única regresión para ambos cultivos.

2.4. Discusión

2.4.1. Sensibilidad del número de granos frente al incremento de la temperatura nocturna: ¿Desarrollo, crecimiento o partición de biomasa?

El rendimiento se redujo ca. 7% por °C de incremento en la temperatura nocturna durante el período crítico, de forma similar en trigo y cebada. Como se esperaba y en línea con la literatura, el NG fue el principal componente del rendimiento, respondiendo marcadamente a las variaciones de las condiciones ambientales alrededor de floración (Fischer, 1985; Arisnabarreta y Miralles, 2008). Los cultivares de trigo ('Baguette 13 Premium') y de cebada ('Scarlett') evaluados mostraron algunas diferencias en la determinación del NG. Bajo condiciones de temperatura nocturna ambiente (i.e. cultivos no calentados), cebada fijó más granos que trigo debido a un mayor establecimiento de espigas, lo cual no llegó a ser compensado por el mayor número de granos por espiga observado en trigo. Por otra parte, trigo tuvo una mayor duración del período crítico (ca. 16%) que cebada, pero con una menor EUR (ca. 17%), lo cual compensó la producción de materia seca; se

registraron valores de biomasa aérea acumulada durante el período crítico similares entre ambos cultivos. El mayor NG observado en cebada estuvo asociado con una mayor partición de biomasa a espiga respecto a trigo. A pesar de estas diferencias, ambos cultivos mostraron una respuesta similar y robusta del NG frente a mayores temperaturas nocturnas (reducción de ca. 6% por °C de incremento térmico), caracterizada por un menor establecimiento de espigas y desarrollo acelerado que redujo la producción de biomasa. El PG potencial podría también verse afectado por el calentamiento durante el período crítico (Calderini et al., 1999a; Bingham et al., 2007b); sin embargo, no se detectó un efecto consistente del régimen de temperatura nocturna sobre el PG final.

Las variaciones en el NG en trigo y cebada a través de ambientes son mayormente gobernadas por cambios en el establecimiento de espigas (Sadras y Rebetzke, 2013; Slafer et al., 2014). En cebada de 2 hileras expuesta a diferentes ambientes (e.g. fechas de siembra, niveles de N), los cambios en NG se asocian a variaciones en el número de espigas por m² (García del Moral y García del Moral, 1995), debido probablemente a que la estructura de espiga (solo un potencial grano por espiguilla) limita el número de granos que pueden fijarse en la misma (Arisnabarreta y Miralles, 2006). En trigo, se puede esperar una regulación alternativa del NG por medio de su plasticidad para fijar granos por espiga (Capítulo 1). Sin embargo, en el presente trabajo, el número de espigas por m² fue el principal componente del NG tanto en trigo ('Baguette 13') como en cebada ('Scarlett'), en línea con evidencias de la literatura que destacan la importancia de este subcomponente del rendimiento cuando se exploran cambios ambientales (Slafer et al., 2014). Considerando que el tratamiento de calentamiento se implementó en DC33, luego alcanzado el máximo número de macollos por planta (Alzueta et al., 2012), el menor establecimiento de espigas bajo mayores temperaturas nocturnas observado tanto en trigo colmo en cebada sería consecuencia de una mayor mortandad de macollos, asociada a la menor captura de recursos y, por ende, biomasa producida durante el período crítico. No se registró efecto significativo del régimen de temperatura nocturna sobre el número de granos por espiga en ninguno de los dos cultivos evaluados.

Los procesos comúnmente sugeridos para explicar la reducción de biomasa y, como consecuencia, el rendimiento bajo mayores temperaturas nocturnas son un desarrollo acelerado y una menor tasa de asimilación de carbono debido al incremento de la respiración (Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Grant et al., 2011). Tomando a la EUR como atributo robusto e integrador de procesos de crecimiento a nivel de cultivo (Monteith, 1977; Sinclair y Muchow, 1999) y a la duración del período crítico como atributo integrador de procesos de desarrollo (Fischer, 1984), el presente trabajo mostró una importancia relativamente mayor del desarrollo respecto del crecimiento o la partición de asimilados sobre la determinación del NG en cultivos de trigo y cebada expuestos a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico. De hecho, la sensibilidad de la duración de esta etapa al incremento de la temperatura nocturna fue similar a la observada en NG (ca. -6% °C⁻¹), tanto en trigo como en cebada. En este punto, es importante destacar que no se encontraron diferencias significativas ($p = 0.08$) entre cultivos calentados y no calentados en la duración del período crítico calculada en unidades de tiempo térmico (Figura 2.7).

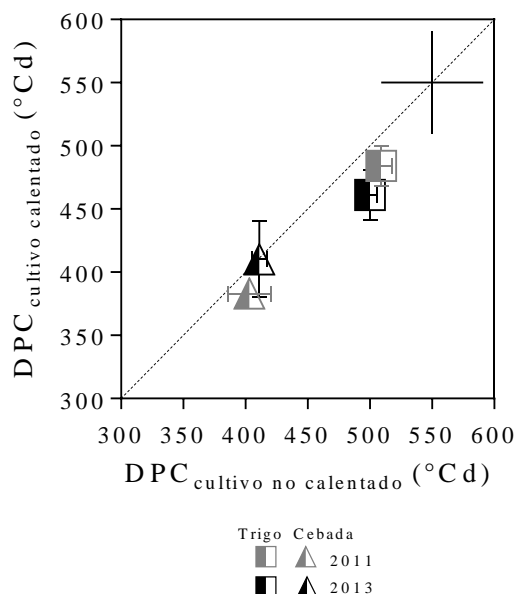


Figura 2.7. Contraste en la duración del período crítico (DPC) calculada en unidades de tiempo térmico entre cultivos calentados (i.e. mayor temperatura nocturna) y no calentados (i.e. temperatura nocturna ambiente). Cada punto, obtenido a partir del promedio de 3 repeticiones de cultivos calentados (error estándar horizontal) y 3 de no calentados (error estándar vertical), corresponde a trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). La temperatura base utilizada fue de 4.5 °C (Fischer, 1985). La línea discontinua indica la relación 1 a 1 y la cruz la diferencia mínima significativa entre tratamientos (Tukey, $\alpha = 0.05$).

En maíz se obtuvieron resultados similares a los observados en este capítulo, asociándose la reducción del NG en cultivos expuestos a mayores temperaturas nocturnas a una menor duración del período crítico, sin variaciones significativas en la EUR o en la respiración foliar (Cantarero et al., 1999). En el presente trabajo, a pesar de que no se realizaron mediciones de respiración nocturna durante el período crítico, se observó una reducida variación de la EUR tanto en trigo como en cebada. Por lo tanto, si las noches más cálidas incrementaron la respiración de trigo y/o cebada, su impacto sobre la EUR fue despreciable. Un estudio reciente en arroz mostró un aumento de la respiración bajo mayores temperaturas nocturnas sin un impacto significativo sobre la acumulación de biomasa (Peraudeau et al., 2015). En este sentido, mediciones a nivel de cultivo en trigo y cebada permitirían evaluar si es posible la ocurrencia de aclimatación térmica de la respiración de mantenimiento (Atkin et al., 2005). Teniendo en cuenta que los procesos fisiológicos responden de manera diferencial a la temperatura (Porter y Gawith, 1999), es necesario considerar que los procesos de crecimiento (e.g. EUR) no afectados significativamente por variaciones de la temperatura nocturna dentro del rango explorado (ca. entre 11 y 17 °C) podrían volverse importantes bajo temperaturas aún más cálidas, más allá del rango de temperaturas óptimas. Igualmente, el incremento de la temperatura nocturna logrado en este trabajo (ca. 3.9 °C) está en línea con el calentamiento proyectado para finales de este siglo (IPCC, 2014). Por lo tanto, se espera que los procesos afectados y respuestas observadas en este capítulo sean representativos de, al menos, las próximas décadas.

2.4.2. Sensibilidad del rendimiento frente al incremento de la temperatura nocturna: importancia del período crítico

Las cuantificaciones del impacto del calentamiento global sobre la producción de cultivos, basadas en análisis de regresión de tendencias pasadas o simulaciones de cultivos bajo futuros escenarios climáticos, están focalizadas generalmente en la temperatura media durante todo el ciclo del cultivo (Lobell et al., 2011). En este sentido, algunos pocos trabajos han separado el análisis entre las etapas de pre y post-floración (Peltonen-Sainio *et al.*, 2010). La mayoría de las evaluaciones bajo condiciones de campo y/o a nivel de canopeo de trigo o cebada consideran el calentamiento a lo largo de todo el ciclo del cultivo, ya sea mediante estructuras diseñadas para incrementar la temperatura en forma artificial (Wheeler et al., 1996a) o producto de variaciones en fechas de siembra (Ottman et al., 2012) y localidades (Gourdji et al., 2013), en lugar de focalizarse en etapas fenológicas particularmente relevantes para evaluar vulnerabilidad (Fischer y Maurer, 1976; Lizana y Calderini, 2013), como es el caso del período crítico en este trabajo. Además, pocos estudios han sido específicamente diseñados para evaluar el impacto de mayores temperaturas nocturnas, siendo los mismos restringidos a trigos de tipo invernal (Tian et al., 2014; Fang et al., 2015). Hasta donde alcanza nuestro conocimiento, este trabajo es la primera evaluación de cultivares primaverales de trigo y cebada expuestos, bajo condiciones de campo, a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico.

La respuesta al calentamiento del rendimiento, observada tanto en trigo como en cebada (reducción de ca. 7% por °C de incremento en la temperatura nocturna o ca. 10% por °C de incremento en la temperatura media durante el período crítico), está dentro del rango reportado en la literatura a partir de trabajos realizados con diferentes aproximaciones. Por ejemplo, Fischer et al. (2014) indicaron en una amplia revisión de la literatura disponible una reducción del rendimiento de trigo de ca. 5% por °C de incremento de la temperatura media de todo el ciclo del cultivo. En línea con esta revisión, Asseng et al. (2015a), en base a resultados de 30 modelos de simulación de cultivos diferentes validados contra experimentos a campo, mostraron pérdidas en el rendimiento de trigo de ca. 6% por °C de calentamiento durante el ciclo del cultivo. A pesar de que ha sido menos evaluada, la respuesta del rendimiento de cebada al calentamiento se considera similar o incluso mayor a la de trigo (Lobell y Field, 2007; Peltonen-Sainio et al., 2010). Es posible además que la pérdida de rendimiento debido al calentamiento se incremente con mayores temperaturas medias durante la estación de crecimiento de los cultivos (Ottman et al., 2012; Gourdji et al., 2013), debido principalmente a la ocurrencia de temperaturas extremas que pueden producir golpes de calor sobre los cereales de invierno (Saini y Aspinall, 1982; Zheng et al., 2012).

Haciendo foco en las temperaturas nocturnas, los análisis de regresión muestran una mayor sensibilidad del rendimiento de trigo (y cebada cuando fue incluida en los análisis) a las variaciones de las temperaturas mínimas respecto de las máximas, tanto en estudios realizados en lugares específicos (Magrin et al., 2005; Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Magrin et al., 2009; Peltonen-Sainio et al., 2010), como a escala global (Lobell y Field, 2007). Las pérdidas de rendimiento debido al incremento de la temperatura nocturna reportadas varían entre ca. 1.5% (Europa; Peltonen-Sainio et al., 2010) y 10% por °C (México; Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007). Como se indicó en el capítulo 1, Magrin et al. (2009) simuló una reducción del rendimiento potencial de trigo de ca. 7% por °C de incremento de la temperatura mínima en Pergamino (latitud levemente menor a la del campo experimental donde se realizó el presente trabajo), durante los meses en los cuales ocurre

gran parte del período crítico y llenado de granos. A pesar de las diferentes metodologías utilizadas para estimar la sensibilidad del rendimiento al incremento de la temperatura, todos los estudios sugieren que el calentamiento reduce el rendimiento debido principalmente a una aceleración del desarrollo del cultivo (Fischer et al., 2014; Asseng et al., 2015a). Solo en altas latitudes, donde las bajas temperaturas limitan el crecimiento del cultivo, se podría esperar un efecto positivo del calentamiento al aumentar la ventana o estación de crecimiento (Peltonen-Sainio et al., 2009).

La relevancia del período crítico para la determinación del rendimiento en trigo y cebada (Fischer, 1985; Arisnabarreta y Miralles, 2008) sugiere que la respuesta del rendimiento a mayores temperaturas nocturnas observada en esta etapa dominaría la respuesta a noches más cálidas durante todo el ciclo del cultivo. Fischer y Maurer (1976) modificaron la temperatura media (tanto por calentamiento como por enfriamiento) durante el macollaje (DC21-DC31; Zadoks et al., 1974), la encañazón (DC31-DC39; Zadoks et al., 1974), la etapa entre emergencia de la hoja bandera y antesis (DC39-DC65; Zadoks et al., 1974) y todo el llenado de granos (DC65- DC90; Zadoks et al., 1974) de un cultivo de trigo primaveral, detectando los mayores efectos en el segundo y tercer período con reducciones del rendimiento de ca. 4% por °C de incremento en la temperatura media. Lizana y Calderini (2013), por su parte, reportaron reducciones del rendimiento de dos cultivares de trigo primaveral de ca. 5%, 3% o 1% por °C de incremento en la temperatura media (alcanzado principalmente por calentamiento nocturno) desde vaina engrosada a antesis (DC45- DC65; Zadoks et al., 1974), desde 3 a 15 días post-antesis o desde 20 a 32 días post-antesis, respectivamente. En ambos estudios, las reducciones del rendimiento estuvieron asociadas con un desarrollo acelerado, acortando la duración de las etapas, lo que determinó un menor NG.

El incremento de la temperatura nocturna a lo largo del ciclo del cultivo esta probablemente correlacionado entre las diferentes etapas fenológicas, a pesar de que son escasos los estudios que analizan anomalías en diferentes etapas y su relación (Sadras y Monzon, 2006; Peltonen-Sainio et al., 2010). En este punto, es importante destacar que el calentamiento durante una determinada etapa fenológica puede adelantar la ocurrencia de la etapa siguiente, ubicándola en condiciones relativamente más frescas, neutralizando de esta forma el impacto del calentamiento (Sadras y Monzon, 2006). Entonces, si bien el ciclo del cultivo puede ser acortado debido a un desarrollo acelerado de todas las etapas fenológicas, la mayor parte de la reducción del rendimiento se origina probablemente en la menor captura de recursos durante el período crítico. En el siguiente capítulo se analiza la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas durante la segunda etapa en importancia para la determinación del rendimiento, i.e. el llenado de granos.

2.5. Conclusiones

En este capítulo se evaluó la respuesta a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico del rendimiento de cultivares de trigo ('Baguette 13') y cebada ('Scarlett') adaptados a la región, cuantificando el impacto sobre procesos funcionales ligados a la determinación del NG a nivel de cultivo. El rendimiento, tanto de trigo como de cebada, se redujo ca. 7% por °C de incremento en la temperatura nocturna durante el período crítico, en el rango de ca. 11 a 17 °C (entre ca.15 y 20 °C de temperatura media). La aceleración del desarrollo bajo mayores temperaturas nocturnas acortó la duración de la etapa, reduciendo la

captura de recursos con el consecuente impacto negativo sobre la producción de biomasa, el NG y, por ende, el rendimiento de trigo y cebada.

CAPÍTULO 3.

Noches más cálidas durante el llenado de granos: impacto sobre la determinación del rendimiento en trigo y cebada³

³ Los principales resultados de este capítulo están incluidos en: *García, G.A., Serrago, R.A., Dreccer, M.F., Miralles, D.J., 2016. Post-anthesis warm nights reduce grain weight in field-grown wheat and barley. Field Crops Res. 195, 50-59.*

3.1. Introducción

Los cultivos de trigo y cebada están expuestos a noches más cálidas durante su estación de crecimiento y muy probablemente esta tendencia continúe en el futuro (Capítulo 1). A fin de generar información útil para el diseño de estrategias de adaptación frente a los escenarios de calentamiento proyectados, es importante caracterizar y cuantificar la respuesta de estos cultivos a mayores temperaturas nocturnas. El capítulo previo (Capítulo 2) se focalizó en el período crítico para la determinación del rendimiento de trigo y cebada (i.e. desde DC33 hasta DC65+10d). Mayores temperaturas nocturnas durante dicha etapa redujeron en forma similar el rendimiento de trigo y cebada (ca. 7% por °C) como consecuencia de un desarrollo acelerado que acortó la duración del período crítico, reduciendo la captura de recursos y afectando negativamente la producción de biomasa y el NG. A pesar de que el NG es el principal componente del rendimiento en ambos cereales, las variaciones en PG son cuantitativamente (Borrás et al., 2004; Slafer et al., 2014) y cualitativamente (Grieve y Francois, 1992; Rattey et al., 2009) importantes, siendo necesario también evaluar el impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre la determinación de este segundo componente del rendimiento.

Como se describió en el capítulo 1, el PG finalmente logrado está definido por el PG potencial (i.e. destino), determinado tempranamente durante el período crítico, y la disponibilidad de asimilados por grano (i.e. fuente) durante el llenado de los mismos (Fischer, 1984). A su vez, el PG es generalmente analizado y modelado por medio de dos atributos dependientes de la temperatura, i.e. tasa y duración del llenado (Ecuación 1.4; Egli, 1981; Wardlaw y Wrigley, 1994; Egli, 2006). Teniendo en cuenta los escenarios de calentamiento actuales y futuros (Alexander et al., 2006; Sillmann et al., 2013a; Sillmann et al., 2013b), se espera que las variaciones en temperaturas nocturnas a las que estarán expuestos los cultivos de trigo y cebada ocurran dentro del rango de temperatura moderadamente alta (i.e. temperatura media entre 15 y 25-30 °C con temperaturas máximas hasta ca. 32 °C; Wardlaw y Wrigley, 1994; Stone et al., 1995; Savin et al., 1997). En este rango térmico, a medida que la temperatura se incrementa el PG se reduce como consecuencia de un acortamiento de la duración del llenado, el cual no es completamente compensado por el posible incremento en la tasa (Tashiro y Wardlaw, 1989). Así, la temperatura, dado su efecto universal, tiene un claro impacto directo sobre la duración y tasa de llenado. Sobre este último atributo podría, además, tener un impacto indirecto mediado por el efecto sobre la disponibilidad de asimilados (Wardlaw et al., 1980; Egli, 2006).

Existe poca información proveniente de experimentos a campo que evalúen la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas. En este punto es importante destacar la frecuente dificultad de trasladar a nivel de canopeo respuestas conocidas y cuantificadas a nivel de órgano o planta, resaltando la importancia de estudios a nivel de cultivo (Capítulo 1). Este capítulo tuvo como objetivo estudiar y cuantificar, en experimentos a campo, el impacto de mayores temperaturas nocturnas durante el llenado de granos sobre procesos de desarrollo y crecimiento que influyen en la determinación del rendimiento en trigo y cebada. La información generada complementa a la obtenida en el capítulo 2, brindando una completa descripción de la respuesta de trigo y cebada al mencionado escenario térmico en las dos etapas fenológicas fundamentales para la generación del rendimiento, i.e. período crítico (Capítulo 2) y llenado de granos (presente capítulo).

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Condiciones experimentales y manejo del cultivo

Los resultados del presente capítulo se obtuvieron a partir de los mismos experimentos a campo realizados para cumplir con el objetivo del capítulo 2. La única gran diferencia fue el momento del ciclo de los cultivos en que se incrementó la temperatura nocturna. Brevemente, los experimentos combinaron (i) dos cultivos, un cultivar comercial de trigo pan (Baguette 13 Premium') y uno de cebada de 2 hileras con aptitud maltera ('Scarlett'), bajo (ii) dos regímenes de temperatura nocturna durante el llenado de granos, temperatura ambiente (i.e. cultivos no calentados) y mayor temperatura nocturna (i.e. cultivos calentados), en (iii) dos ambientes fototermales contrastantes, producto de fechas de siembras diferentes (6 de agosto en 2011 y 6 de junio en 2013). Entonces, los capítulos 2 y 3 comparten resultados obtenidos en cultivos no calentados (i.e. expuestos a temperatura ambiente durante todo su ciclo). Las características de los cultivares utilizados, del sitio y diseño experimental, así como del manejo agronómico son detalladas en el capítulo 2.

El tratamiento de calentamiento nocturno fue aplicado (entre las 19 y 7 h) desde DC65+10d (i.e. fin del período crítico) hasta que los cultivos alcanzaron DC90 con el fin de modificar la temperatura nocturna luego de ocurrida la fase lag (período donde tiene lugar la división de células endospermáticas), evitando así algún impacto sobre la fijación de granos y la determinación del PG potencial (Serrago et al., 2013). En el capítulo 2 se realizó una detallada descripción de las carpas de calentamiento portátiles diseñadas y construidas para tal fin (Figura 2.1). En este caso, el sistema también fue programado para incrementar la temperatura interior 4 °C (i.e. mayor temperatura nocturna) con respecto a la temperatura exterior (i.e. temperatura nocturna ambiente).

3.2.2. Mediciones y análisis

La metodología descrita en el capítulo 2 para evaluar la fenología del cultivo, realizar cosechas y procesamiento de biomasa, determinar la fracción de radiación diaria interceptada por el canopeo y calcular rendimiento y componentes numéricos del mismo, es también aplicable al presente capítulo. Los datos de temperatura ambiente y radiación global, 50% de la cual se consideró como RFA (Sinclair y Muchow, 1999), fueron obtenidos de la estación meteorológica ubicada en el campo experimental. Por lo tanto, en esta sección se indicarán las principales variables de respuesta, pero se brindará detalles solamente de aquellas mediciones no contempladas en el capítulo 2.

Se evaluó la fenología de los cultivos cada 2 o 3 días, utilizando el código decimal propuesto por Zadoks et al. (1974). Se registraron las fechas de emergencia (DC11) y antesis (DC65). Finalmente, se determinó madurez fisiológica (DC90) mediante el monitoreo de la acumulación de materia seca en granos de diferentes posiciones de la espiga (ver debajo).

A partir de DC65+10d, se muestrearon periódicamente (2 veces por semana) 2 vástagos del estrato superior (i.e. vástagos principales o macollos primarios) en cada sub-parcela. En cada muestreo, se separaron los granos de espiguillas apicales, centrales y basales de cada espiga, se los secó en estufa de aire forzado (72 h a 60 °C) y se pesaron. En trigo, como cada espiguilla puede tener más de un grano, solo se tomaron los dos más próximos al raquis (i.e. primer y segundo grano) en las espiguillas apicales y basales; mientras que en las espiguillas centrales se consideró además en forma separada el tercer grano (llamado distal).

Con estos datos se caracterizó la dinámica de acumulación de materia seca en granos de diferentes posiciones de la espiga, ajustando los mismos al siguiente modelo bilineal:

$$PG_i = a + bx \quad (x \leq c) \text{ y } PG_i = a + bc \quad (x > c) \quad (\text{Ecuación 3.1})$$

El modelo considera una relación bilineal entre el peso individual de grano (PG_i , mg) y los días desde DC65 (x), alcanzando el peso de grano un plateau luego del valor de “ x ” determinado por el parámetro c . El parámetro b es la tasa de llenado del grano individual (TLL_i , mg d^{-1}) y el c indica el momento en que se alcanzó el estadio DC90 (i.e. momento en que el grano deja de acumular materia seca). Así el período entre DC65 y DC90 corresponde a la duración del llenado del grano (DLL_i , d). Dado que durante la fase lag no se registra un incremento importante de peso del grano (Egli, 2006), la duración efectiva del llenado del grano individual ($DELL_i$, d) se calculó como:

$$DELL_i = DLL_i - (a / TLL_i) \quad (\text{Ecuación 3.2})$$

Como se mencionó anteriormente, DC90 a nivel de cultivo se determinó utilizando el modelo bilineal descripto (Ecuación 3.1). En este caso, cada dato puntual de peso de grano correspondió al promedio de todas las diferentes posiciones evaluadas. Con esta información y el registro fenológico se calculó el tiempo (d) entre DC11 y DC65+10d, el tiempo entre este último estadio y DC90, y el de todo el ciclo del cultivo (i.e. desde DC11 hasta DC90). La duración de la etapa post-antesis se calculó también en unidades de tiempo térmico ($^{\circ}\text{C}$), utilizando temperatura media diaria (ambiente o incluyendo el incremento de la temperatura nocturna) y asumiendo un temperatura base de 8.2°C para trigo (Slafer y Savin, 1991) y 7.5°C para cebada (Gualano y Benech-Arnold, 2009).

Con el fin de determinar la fracción de RFA interceptada por el canopeo previo al comienzo del calentamiento nocturno (i.e. DC65+10d), este atributo se midió (utilizando un ceptómetro lineal ubicado a 45° respecto de los surcos centrales de la sub-parcela) cada 2 o 3 días (midiendo solo en días despejados entre las 12 y 14 h) durante 2 semanas luego de alcanzado DC65. La fracción de RFA interceptada en DC65+10d se obtuvo por interpolación entre mediciones alrededor del inicio del calentamiento, cuando la medición no coincidió exactamente con la fecha de ocurrencia dicho estadio del cultivo.

Se realizaron cosechas de biomasa aérea (0.5 m de los 5 surcos centrales, i.e. 0.44 m^2) en DC65+10d y una semana luego de alcanzado DC90. Además de separar la biomasa (por medio de una sub-muestra) en espigas, tallos (incluidas las vainas de las hojas) y láminas verdes y/o amarillas, y obtener su peso seco, se calculó el índice de área foliar en DC65+10d y se determinó el contenido de carbohidratos solubles en tallos en ambos momentos. El índice de área foliar se calculó a partir de mediciones de área de las láminas verdes muestreadas, previo a su secado en estufa. Para ello se utilizó un areafoliómetro óptico (LI-3100C Area Meter, LI-COR Inc., EEUU). En las sub-muestras de tallos (incluidas las vainas de las hojas) secas y molidas, obtenidas en cada cosecha de biomasa (i.e. en DC65+10d y una semana luego de DC90), se determinó la concentración de carbohidratos solubles en agua (%) mediante extracciones secuenciales con etanol y agua, seguida por la determinación mediante el método de antrona de Yemm y Willis (1954). El contenido de carbohidratos solubles por unidad de área (g m^{-2}) se calculó como el producto entre la concentración de los mismos y el peso seco de tallos por unidad de área. Finalmente, a madurez de cosecha (ca. dos semanas luego de alcanzada DC90) se determinó el rendimiento por unidad de área (g m^{-2}), el PG (mg),

el NG (granos m^{-2}) como el cociente entre los dos primeros, y el número de granos por espiga (granos espiga^{-1}) como el cociente entre el NG y el número de espigas por m^2 (dato obtenido del recuento de espigas en el muestro de biomasa una semana luego de DC90).

En 2013, además, se midió el cambio en el porcentaje de área verde (en forma individual para las tres hojas superiores) y en la concentración de carbohidratos solubles en tallos en los vástagos del estrato superior muestreados para evaluar la dinámica de acumulación de materia seca en granos (ver arriba). Para ello, los vástagos cosechados (2 veces DC65+10d en adelante) se separaron en espiga (utilizada para la dinámica de PG), tallo con vainas (utilizado para la determinación de reservas) y láminas (utilizadas para la cuantificación del área verde). Las láminas de hoja muestreadas que contenían al menos una porción de tejido verde fueron agrupadas de acuerdo a su posición en los estratos foliares del canopeo (i.e. hoja bandera y las dos posiciones debajo de esta), pegadas en hojas de papel blanco y digitalizadas con un escáner a 300 dpi (Serrago et al., 2009; Carretero et al., 2010). Estas imágenes se utilizaron para determinar el porcentaje de área foliar verde (%) con el programa de análisis de imágenes Assess (Lamari, 2002).

Al igual que en capítulo 2, los análisis estadísticos requeridos fueron llevados a cabo con InfoStat (Di Rienzo et al., 2010). En forma similar, se realizaron ANOVA para evaluar los efectos principales del ambiente fototermal, el cultivo, el régimen de temperatura nocturna y sus interacciones (utilizando test de Tukey para detectar diferencias significativas entre medias), y se analizaron relaciones funcionales (principalmente respuestas al incremento de la temperatura nocturna, Ecuación 2.3) mediante análisis de regresión lineal tipo II, utilizando el procedimiento lmodel2 de R (Legendre, 2013). A fin de poder comparar la respuesta a incrementos en la temperatura nocturna de los cultivos (evitando las diferencias inherentes entre trigo y cebada) o granos de diferentes posiciones dentro de la espiga (los cuales tienen diferente PG potencial; Miralles y Slafer, 1995a), el valor de cada atributo se relativizó al promedio de cada cultivo en todos los escenarios, i.e. combinación de ambiente fototermal (año y fecha de siembra) y régimen de temperatura nocturna (Ecuación 2.2).

3.3. Resultados

3.3.1. Condición de los cultivos previo al incremento de la temperatura nocturna y características de este ambiente térmico

Las principales características de los cultivos de trigo y cebada al momento de iniciar el tratamiento de calentamiento nocturno (i.e. DC65+10d), así como también las condiciones ambientales previas (i.e. desde DC11 hasta DC65+10d) se describen en el Cuadro 3.1. La información sobre las condiciones ambientales durante los experimentos fue detallada en el capítulo 2. Brevemente, los cultivos de trigo y cebada fueron expuestos a diferentes ambientes fototermales, debido principalmente a las fechas de siembra contrastantes utilizadas, caracterizados por una mayor RFA y temperatura media en 2011 (siembra tardía) respecto a 2013 (siembra temprana), lo cual condujo a un menor tiempo entre DC11 y DC65+10d en el primer ambiente. Tanto en 2011 como en 2013, la mencionada etapa fue más corta en cebada respecto a trigo, pero con una diferencia menor a 5 días. En 2011, cebada acumuló más biomasa aérea que trigo (ca. 19%) previo al inicio del calentamiento nocturno, pero en 2013 la cantidad de biomasa acumulada fue similar entre cultivos. Al momento de iniciar los tratamientos de calentamiento nocturno (i.e. DC65+10d), cebada tuvo significativamente más espigas (ca. 129 y 88% en 2011 y 2013, respectivamente), un mayor

índice de área foliar (ca. 57 y 7% en 2011 y 2013, respectivamente), y un mayor peso seco de espigas (ca. 17% en ambos ambientes fototermales) respecto de trigo (Cuadro 3.1). Las diferencias observadas en índice de área foliar no se reflejaron completamente en la fracción de RFA interceptada por los cultivos en DC65+10d. En dicho estadio, cebada tendió a interceptar más RFA que trigo (ca. 5%), principalmente en 2011, pero igualmente ambos cultivos tuvieron valores de intercepción de RFA de al menos 90% en los dos ambientes fototermales (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Fenología y clima explorado desde emergencia hasta 10 días post-antesis (i.e. desde DC11 hasta DC65+10d; Zadoks et al., 1974), y performance de los cultivos de trigo y cebada previo al comienzo del calentamiento nocturno (i.e. DC65+10d). Un resumen de los resultados del ANOVA (parte inferior del cuadro) muestra el nivel de significancia de los efectos principales, ambiente fototermal (AF) y cultivo (C), y su interacción. La información sobre las condiciones ambientales durante los experimentos fue detallada en el capítulo 2.

AF	C	DC11 - DC65+10d				DC65+10d			
		Tiempo (d)	Temperatura media (°C)	RFA (MJ m ⁻² d ⁻¹)	Biomasa (g m ⁻²)	Número de espigas (espigas m ⁻²)	IAF -	F _{RFA} -	Peso seco espigas (g m ⁻²)
2011	Trigo	83	16.2	8.3	971	488	2.4	0.90	227
	Cebada	80	15.5	8.0	1153	1120	3.8	0.96	267
2013	Trigo	125	13.5	5.7	1115	521	3.2	0.96	248
	Cebada	120	13.2	5.6	1054	982	3.4	0.97	290
ANOVA	AF	**	**	**	ns	ns	ns	*	ns
	C	**	**	**	ns	**	**	ns	*
	AF*C	ns	**	**	**	*	*	ns	ns

RFA: radiación fotosintéticamente activa diaria incidente, IAF: índice de área foliar, F_{RFA}: fracción de radiación fotosintéticamente activa diaria incidente interceptada por el canopeo. Resultados del ANOVA: **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo ($p > 0.05$).

La temperatura media ambiente durante post-antesis varió entre 13 y 27 °C (Figura 3.1). La temperatura máxima diaria solo alcanzó los 32 °C en dos oportunidades al final del ambiente fototermal 2011, cuando solo trigo no había alcanzado DC90. La temperatura ambiente post-antesis tendió a ser mayor en trigo particularmente en 2011 (ca. 2 °C en promedio) como consecuencia de la floración más temprana de cebada (Cuadro 3.1). Al igual que en el capítulo 2, la diferencia de temperaturas nocturnas puede ser apreciada mediante las dinámicas de la temperatura mínima ambiente y de la mayor temperatura nocturna (i.e. temperatura ambiente más el incremento obtenido en cada día en particular) durante post-antesis (Figura 3.1). El incremento de la temperatura nocturna fue similar entre cultivos ($p = 0.61$), pero diferente entre ambientes fototermales ($p = 0.01$). En promedio, el calentamiento incrementó la temperatura del aire a la altura de la espiga ca. 4.9 ± 0.2 °C en 2011 y 3.4 ± 0.3 °C en 2013, independientemente de la temperatura mínima ambiente (inset Figura 3.1). La temperatura mínima promedio durante el período de calentamiento (i.e. desde DC65+10d hasta DC90) varió entre 14.3 ± 0.1 °C (trigo no calentado en 2013) y 21.9 ± 0.1 °C (trigo calentado en 2011), mientras que la temperatura media promedio durante este período varió entre 18.6 ± 0.1 °C y 24.7 ± 0.2 °C (Cuadro 3.2). Estos rangos de variación de temperatura fueron principalmente originados por el tratamiento de calentamiento, pero además contribuyeron las diferencias térmicas entre ambientes fototermales y en menor medida las pequeñas diferencias en fenología observadas entre trigo y cebada. La temperatura máxima promedio durante el período, la cual solo fue afectada por los ambientes fototermales explorados y las pequeñas diferencias en fenología de los cultivos detectadas, varió entre 22.8 ± 0.1 °C y 27.5 ± 0.3 °C.

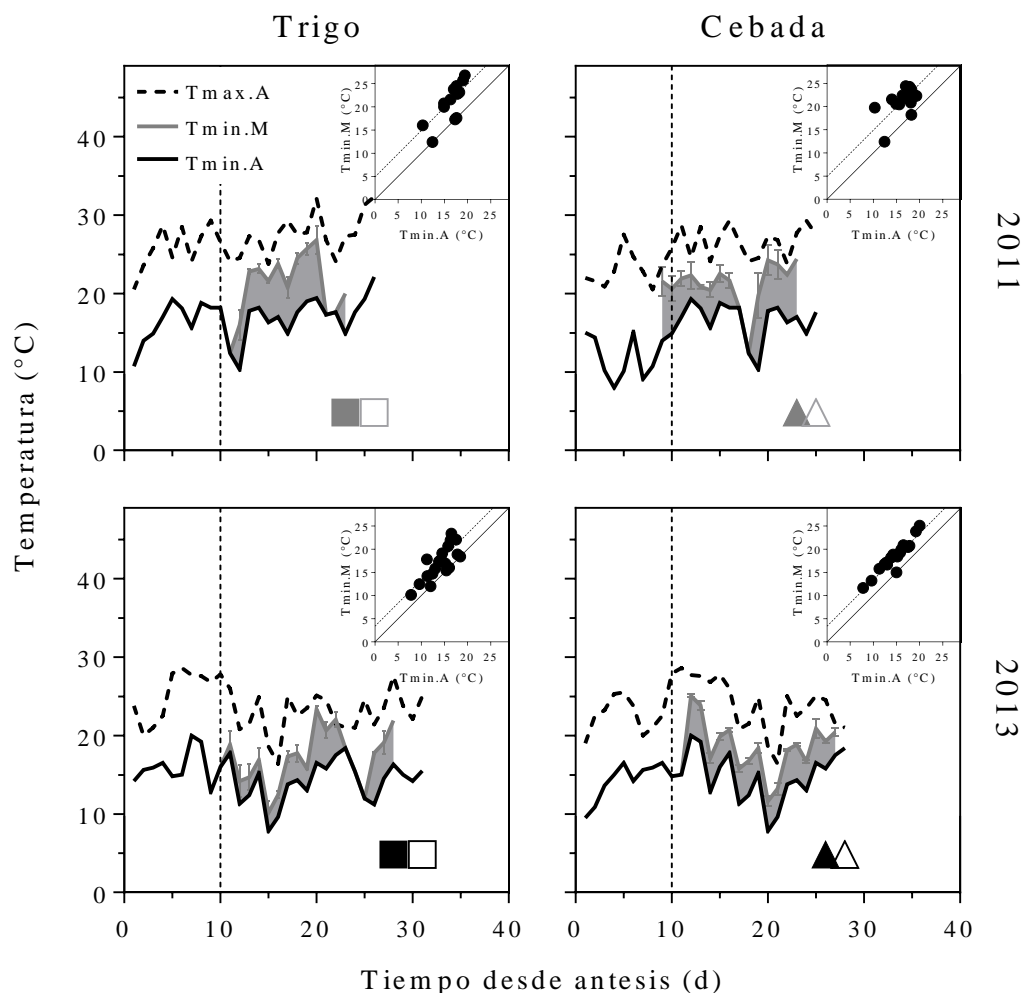


Figura 3.1. Dinámica de la temperatura ambiente mínima ($T_{min.A}$) y máxima ($T_{max.A}$) diaria, y de la mayor temperatura mínima diaria ($T_{min.M}$) durante post-antesis para los cultivos de trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho) durante 2011 (fecha de siembra tardía, panel superior) y 2013 (fecha de siembra temprana, panel inferior). $T_{min.M}$ se calculó como $T_{min.A}$ más el incremento de la temperatura nocturna alcanzada cada día de tratamiento. Las líneas verticales indican el comienzo del calentamiento nocturno, i.e. 10 días post-antesis (DC65+10d; Zadoks et al., 1974). Se indica el momento (fecha promedio de 3 repeticiones) de madurez fisiológica (DC90; Zadoks et al., 1974) en cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos), tanto calentados (símbolos llenos) como no calentados (símbolos vacíos), durante 2011 (símbolos grises) y 2013 (símbolos negros). Se incluye además (inset) la relación entre $T_{min.M}$ y $T_{min.A}$ registradas a la altura de la espiga durante el período de calentamiento. La línea continua indica la relación 1:1, y la punteada el incremento promedio de la temperatura nocturna logrado (ca. 4.9 ± 0.2 °C en 2011 y 3.4 ± 0.3 °C en 2013), el cual fue similar entre cultivos ($p = 0.61$). Los casos nulos (3 días en cada ambiente) fueron días en los que ocurrieron fuertes tormentas y se dañó el sistema o directamente no se colocaron las carpas.

3.3.2. Impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre el rendimiento y la determinación del peso de granos

El calentamiento nocturno desde 10 días post-antesis en adelante redujo significativamente ($p < 0.01$) el rendimiento, el PG y la duración efectiva del llenado en trigo y cebada, sin afectar el NG, ni sus componentes (número de espigas por m^2 y número de granos por espiga), así como tampoco la tasa de llenado de granos (Cuadro 3.2). No se registraron interacciones entre el régimen de temperatura nocturna y el ambiente fototermal o el cultivo (Cuadro 3.2). Como se describió en el capítulo 2, bajo temperatura nocturna ambiente, cebada rindió más que trigo en los dos ambientes fototermales debido a su mayor NG y PG. Estas diferencias en PG no se asociaron con diferencias intrínsecas en la duración efectiva o tasa de llenado de granos, a pesar de que cebada tendió a tener una mayor tasa y menor duración, principalmente en 2013 (Cuadro 3.2). Dado que la fase lag no fue afectada por el régimen de temperatura nocturna ($p = 0.91$), las diferencias registradas en la duración efectiva del llenado se vieron reflejadas en el tiempo a DC90 (Figura 3.1). La fase lag fue similar entre cultivos ($p = 0.55$) y mayor en 2013 respecto a 2011 (7 y 6 d, respectivamente, $p = 0.02$).

El PG se redujo ca. 3% por $^{\circ}C$ de incremento en la temperatura nocturna desde DC65+10d hasta DC90, de forma similar en trigo y cebada (Figura 3.2a). Esto fue consistente con una reducción de ca. 4% por $^{\circ}C$ en la duración efectiva del llenado, mientras que no se registraron efectos significativos de la temperatura nocturna sobre la tasa de llenado de granos (Figura 3.2b, c). De hecho, el PG y la duración efectiva del llenado tuvieron una respuesta negativa a la temperatura nocturna similar ($p = 0.32$). En línea con la reducción del PG, el rendimiento, tanto de trigo como de cebada, se redujo ca. 4% por $^{\circ}C$ de incremento en la temperatura nocturna (inset Figura 3.2a). Una pequeña reducción del NG, principalmente en trigo (ca. 1% por $^{\circ}C$, datos no mostrados), asociada posiblemente a una menor fijación de granos en espigas jóvenes de estratos inferiores (Cuadro 3.2), puede explicar por qué la caída del rendimiento frente al calentamiento nocturno fue levemente mayor a la del PG. Sin embargo, ambos atributos (rendimiento y PG) mostraron una respuesta negativa similar a las mayores temperaturas nocturnas ($p = 0.07$). De hecho, las variaciones en rendimiento estuvieron linealmente asociadas con los cambios en PG ($r^2 > 0.95$, $p < 0.01$ tanto para trigo como para cebada). En línea con las diferencias entre cultivos en el mejor ambiente (i.e. temperatura nocturna ambiente durante 2013, Cuadro 3.2), el efecto de mayores temperaturas nocturnas sobre el PG tendió a ser mayor en cebada que en trigo en términos absolutos (ca. 1.3 vs. 0.8 mg de reducción por $^{\circ}C$ en cebada y trigo, respectivamente), mientras que la duración efectiva de llenado mostró una tendencia opuesta (ca. 0.6 y 1 d de acortamiento por $^{\circ}C$ en cebada y trigo, respectivamente).

Cuadro 3.2. Efecto⁴ del ambiente fototermal (AF), el cultivo (C) y el régimen de temperatura nocturna (TN) desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica (i.e. DC65+10d-DC90; Zadoks et al., 1974) sobre el rendimiento, el número de granos por unidad de área (NG), el número de espigas por unidad de área (NE), el número de granos por espiga (NGE), y el peso promedio de grano (PG) y sus determinantes, duración efectiva (DELL) y tasa de llenado (TLL). Se incluyen las temperaturas mínima (Tmin), media (Tmedia) y máxima (Tmax) promedio durante DC65+10d-DC90. Un resumen de los resultados del ANOVA (parte inferior del cuadro) muestra el nivel de significancia de los efectos principales y sus interacciones.

AF	C	TN	Rendimiento (g m ⁻²)	NG (granos m ⁻²)	NE (espigas m ⁻²)	NGE (granos espiga ⁻¹)	PG (g)	DELL (d)	TLL (mg d ⁻¹)	Tmin (°C)	Tmedia (°C)	Tmax (°C)
2011	Trigo	TNA _{LL}	481	15111	485	31	31.9	21	1.59	17.0	22.3	27.5
		MTN _{LL}	428	14149	470	30	30.2	18	1.74	21.9	24.7	27.4
	Cebada	TNA _{LL}	550	16788	864	20	32.8	21	1.61	16.6	21.7	26.8
		MTN _{LL}	523	17336	937	19	30.2	18	1.69	21.2	23.9	26.5
2013	Trigo	TNA _{LL}	607	16635	552	30	36.4	25	1.57	14.3	18.6	22.9
		MTN _{LL}	514	15986	521	31	32	22	1.51	17.0	19.9	22.8
	Cebada	TNA _{LL}	753	19363	1050	18	39	22	1.82	14.5	19.3	24.0
		MTN _{LL}	650	18530	1003	19	35.6	20	1.72	18.3	21.2	24.1
ANOVA	AF		**	**	*	ns	**	*	ns	**	**	**
	C		**	**	**	**	**	ns	ns	ns	ns	*
	TN		**	ns	ns	ns	**	**	ns	**	**	ns
	AF*C		*	ns	ns	ns	**	ns	ns	*	**	**
	AF*TN		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	*	ns
	C*TN		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	AF*C*TN		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Temperatura nocturna ambiente (TNA_{LL}) y mayor temperatura nocturna (MTN_{LL}) desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica. Resultados del ANOVA:

**₁: p<0.01, *₁: p<0.05, ns₁: no significativo (p > 0.05).

⁴ Los tratamientos control (i.e. cultivos de trigo o cebada no calentados, expuestos a temperatura nocturna ambiente, en ambos ambientes fototermales) son los utilizados en el capítulo 2.

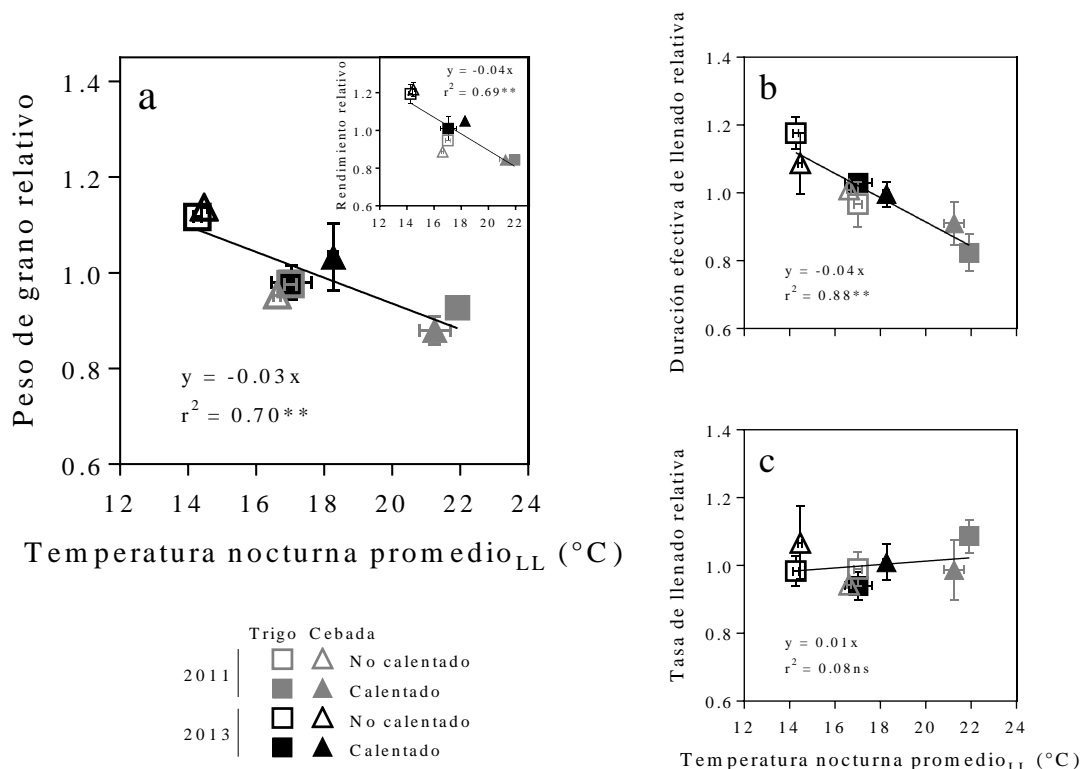


Figura 3.2. Respuesta (a) del peso de grano promedio, (b) la duración efectiva del llenado o (c) la tasa de llenado a la temperatura nocturna promedio desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica (i.e. desde DC65+10d hasta DC90; Zadoks et al., 1974). Se incluye además (inset en a) la respuesta a la temperatura nocturna del rendimiento. A fin de poder comparar los cultivos, el valor de cada atributo se relativizó al promedio del correspondiente cultivo en todos los escenarios (i.e. dos ambientes fototermales con dos regímenes de temperatura nocturna cada uno). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a los cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) calentados (símbolos llenos) o no calentados (símbolos vacíos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). Se indica la sensibilidad del atributo (i.e. la pendiente), el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente. En todos los casos, trigo y cebada no mostraron una respuesta estadísticamente diferente, entonces se utilizó una única regresión para ambos cultivos.

El efecto de mayores temperaturas nocturnas sobre el peso de grano individual de diferentes posiciones a lo largo de las espigas de trigo y cebada (Figura 3.3) fue similar al observado sobre PG (Figura 3.2a). Dado que estos cultivos tienen diferente estructura de espiga, no es posible realizar comparaciones entre ellos para una posición de grano particular. En trigo, noches más cálidas redujeron el peso de grano individual ca. 3% por °C de incremento en la temperatura nocturna, de manera similar ($p = 0.15$) en granos de espiguillas basales y centrales (tanto en granos de posiciones proximales como distales), no observándose efecto en granos de espiguillas apicales (regresión lineal no significativa, $p = 0.20$). En cebada, el peso de grano individual de todas las posiciones de espiga se redujo de manera similar ($p = 0.51$) bajo mayores temperaturas nocturnas, también ca. 3% por °C de incremento en la temperatura nocturna. A pesar de las diferencias intrínsecas en peso de

grano individual de diferentes posiciones a lo largo de la espiga, los cultivos calentados (i.e. expuestos a mayores temperaturas nocturnas) siempre mostraron un menor valor absoluto, tanto en trigo (Figura 3.4a) como en cebada (Figura 3.4b). En trigo, la reducción del peso de grano individual tendió a ser mayor en 2013 (ca. 14%) que en 2011 (ca. 6%), principalmente en granos de espiguillas centrales. En cebada, por su parte, se observó una reducción similar (ca. 8%) en ambos ambientes fototermales. En línea con lo descrito para PG (a nivel de canopeo), las reducciones observadas en peso de grano individual de diferentes posiciones a lo largo de la espiga, debido al incremento de temperatura nocturna, estuvieron asociadas con una duración efectiva de llenado más corta (Figura 3.4b, e), mientras que los cambios en la tasa de llenado fueron menos obvios (Figura 3.4c, f). Sin embargo, es claro que en trigo en 2013 la tendencia fue hacia una reducción de ambos determinantes, mientras que en 2011 el incremento en la tasa no compensó la reducción en la duración del llenado.

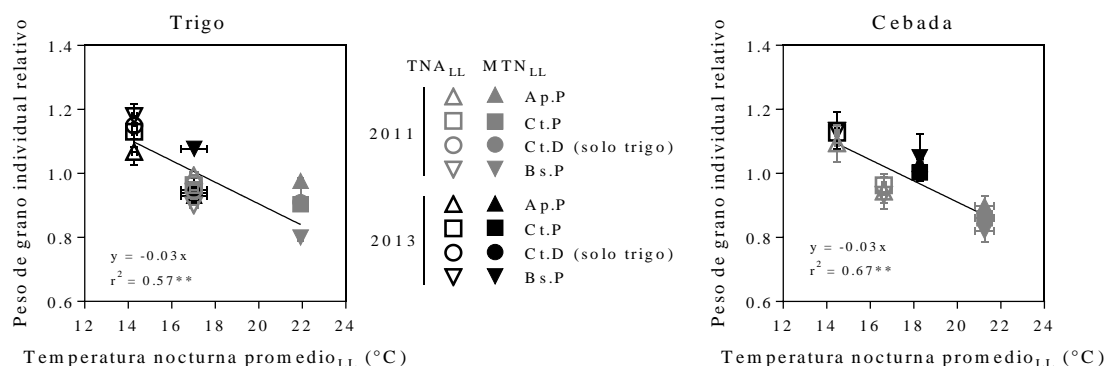


Figura 3.3. Respuesta del peso de grano individual de diferentes posiciones de la espiga de trigo (izquierda) y cebada (derecha) a la temperatura nocturna promedio desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica (i.e. desde DC65+10d hasta DC90; Zadoks et al., 1974). A fin de poder comparar granos de diferentes posiciones, el valor de cada grano se relativizó al promedio del cultivo correspondiente en todos los escenarios (i.e. dos ambientes fototermales con dos regímenes de temperatura nocturna cada uno). Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a granos proximales de espiguillas apicales (Ap.P, triángulos), centrales (Ct.P, cuadrados) o basales (Bs.P, triángulos invertidos), o (solo en el caso de trigo) granos distales de las espiguillas centrales (Ct.D, círculos), en cultivos bajo diferente régimen de temperatura nocturna, i.e. temperatura nocturna ambiente (TNA_{LL}, símbolos vacíos) y mayor temperatura nocturna (MTN_{LL}, símbolos llenos), durante 2011 (símbolos grises) y 2013 (símbolos negros). Se indica la sensibilidad del atributo (i.e. la pendiente), el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente. En ambos cultivos, los granos de diferentes posiciones no mostraron una respuesta estadísticamente diferente, entonces se utilizó una única regresión para todas las posiciones de granos. Los Ap_P de trigo fueron excluidos del análisis dado que no tuvieron una respuesta significativa al incremento de temperatura nocturna.

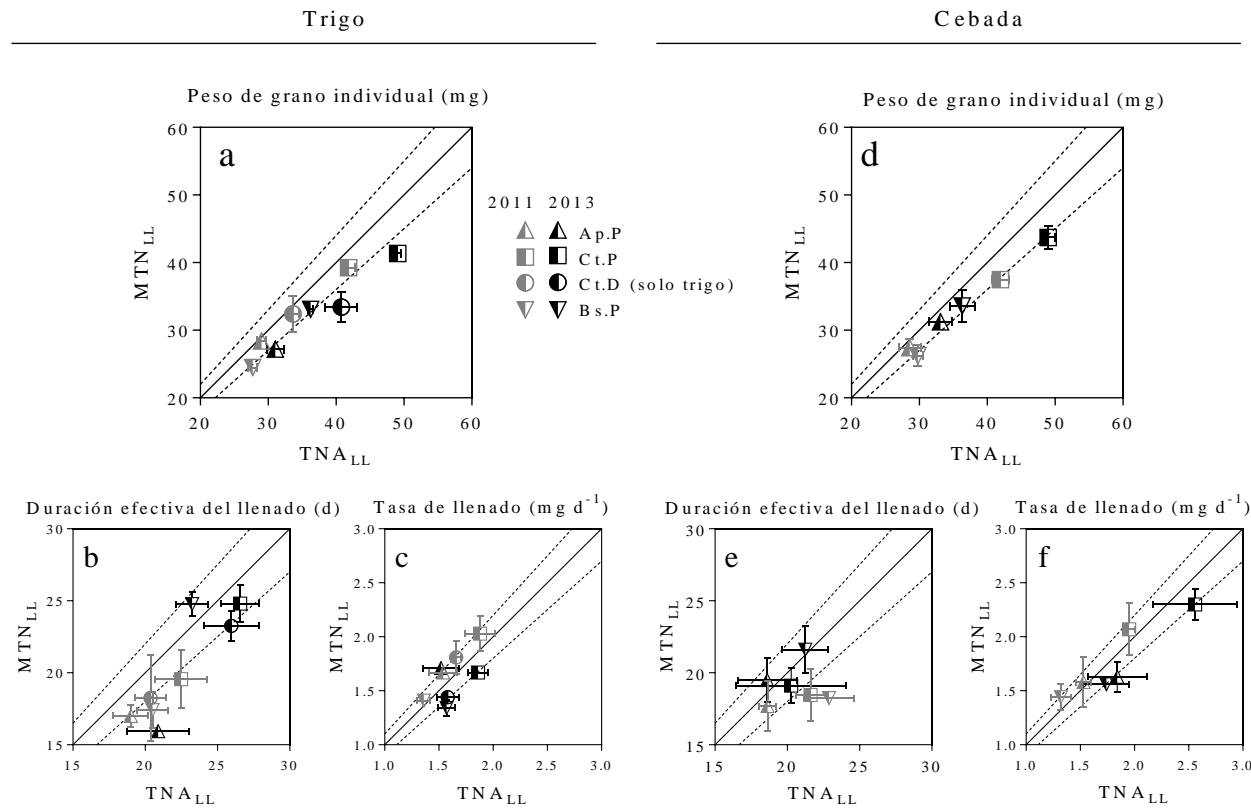


Figura 3.4. Contraste entre cultivos bajo diferente régimen de temperatura nocturna desde 10 días post-antesis hasta madurez fisiológica (i.e. desde DC65+10d hasta DC90; Zadoks et al., 1974), i.e. temperatura nocturna ambiente (TNA_{LL}) y mayor temperatura nocturna (MTN_{LL}), en términos de (a, d) peso de grano individual y sus determinantes, (b, e) duración efectiva del llenado de granos y (c, f) tasa de llenado de granos), en diferentes posiciones de la espiga. Cada punto (promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar) corresponde a granos proximales de espiguillas apicales (Ap.P, triángulos), centrales (Ct.P, cuadrados) o basales (Bs.P, triángulos invertidos), o (solo en el caso de trigo) granos distales de las espiguillas centrales (Ct.D, círculos), en cultivos bajo diferente régimen de temperatura nocturna, durante 2011 (símbolos grises) y 2013 (símbolos negros). Se indica la relación 1:1 (línea continua) y variaciones de $\pm 10\%$ (líneas discontinuas) en cada sub-figura.

Los niveles de reservas en tallos, medido como contenido de carbohidratos solubles en agua, fueron similares ($p = 0.21$) entre cultivos calentados y no calentados en DC90 (Figura 3.5). Dado que (i) los cultivos bajo diferentes regímenes de temperatura nocturna tuvieron niveles similares de carbohidratos solubles en DC65+10d (i.e. inicio calentamiento nocturno) y (ii) que los cultivos calentados alcanzaron DC90 varios días antes respecto de los no calentados (Figura 3.1), la cantidad de carbohidratos solubles removilizada por día fue mayor en cultivos expuestos a noches más cálidas. Trigo y cebada mostraron resultados similares, siendo mayor la cantidad de carbohidratos solubles en 2013 (siembra temprana) que en 2011 ($p < 0.01$). Durante 2013, la dinámica de área foliar verde (expresada como porcentaje del valor alcanzado al comienzo del período de calentamiento nocturno) y de la concentración de carbohidratos solubles fueron evaluadas en vástagos del estrato superior (Figura 3.6). Dado que la hoja bandera y las dos posiciones siguientes mostraron similares patrones de senescencia (datos no mostrados), se presenta el área foliar verde promedio de esas tres hojas superiores. Mayores temperaturas nocturnas tendieron a acelerar la senescencia foliar (observado esto como porcentaje de área foliar verde vs. tiempo en días calendarios), especialmente en cebada (Figura 3.6a, c). Una tendencia similar (i.e. mayor reducción bajo noches más cálidas) se observó en la dinámica de la concentración de carbohidratos solubles (Figura 3.6e, g). Cuando estas dinámicas (área foliar verde y carbohidratos solubles) fueron analizadas en función de las unidades de tiempo térmico acumuladas, muchas de las diferencias entre cultivos bajo diferentes regímenes de temperatura nocturna desaparecieron (Figura 3.6b, d, f). Sin embargo, en cebada, la caída en concentración de carbohidratos solubles continuó siendo mayor bajo mayores temperaturas nocturnas (Figura 3.6h).

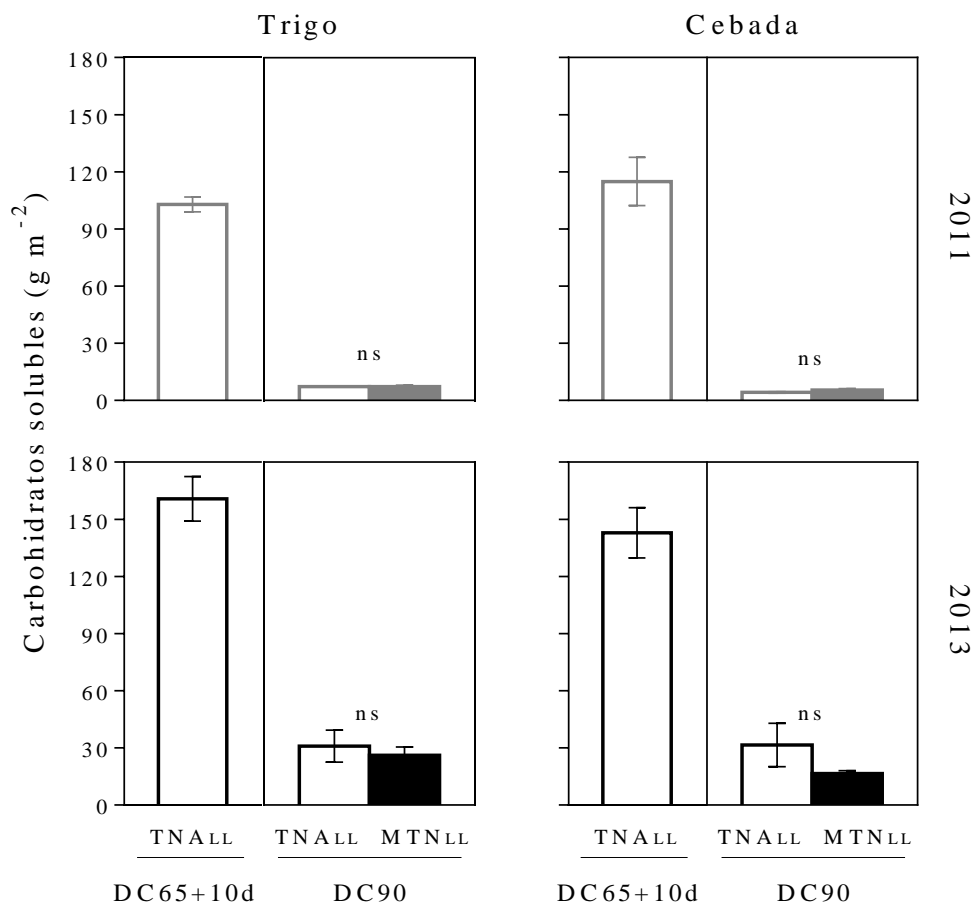


Figura 3.5. Contenido de carbohidratos solubles en agua en tallos al comienzo, i.e. 10 días post-antesis (DC65+10d; Zadoks et al., 1974), y al final, i.e. (DC90; Zadoks et al., 1974), del calentamiento nocturno en cultivos de trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho) bajo diferentes regímenes de temperatura nocturna desde DC65+10d hasta DC90, i.e. temperatura nocturna ambiente (TN_{LL}) y mayor temperatura nocturna (MTN_{LL}), durante 2011 (barras grises) y 2013 (barras negras). Cada barra corresponde a 6 (DC65+10d) o 3 (DC90) mediciones con su correspondiente error estándar. En DC65+10, previo al inicio del calentamiento nocturno, todos los cultivos se encontraban en la misma condición (i.e. TN_{LL}). Se indica además el efecto del régimen de temperatura nocturna sobre el contenido de carbohidratos solubles en DC90 (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo).

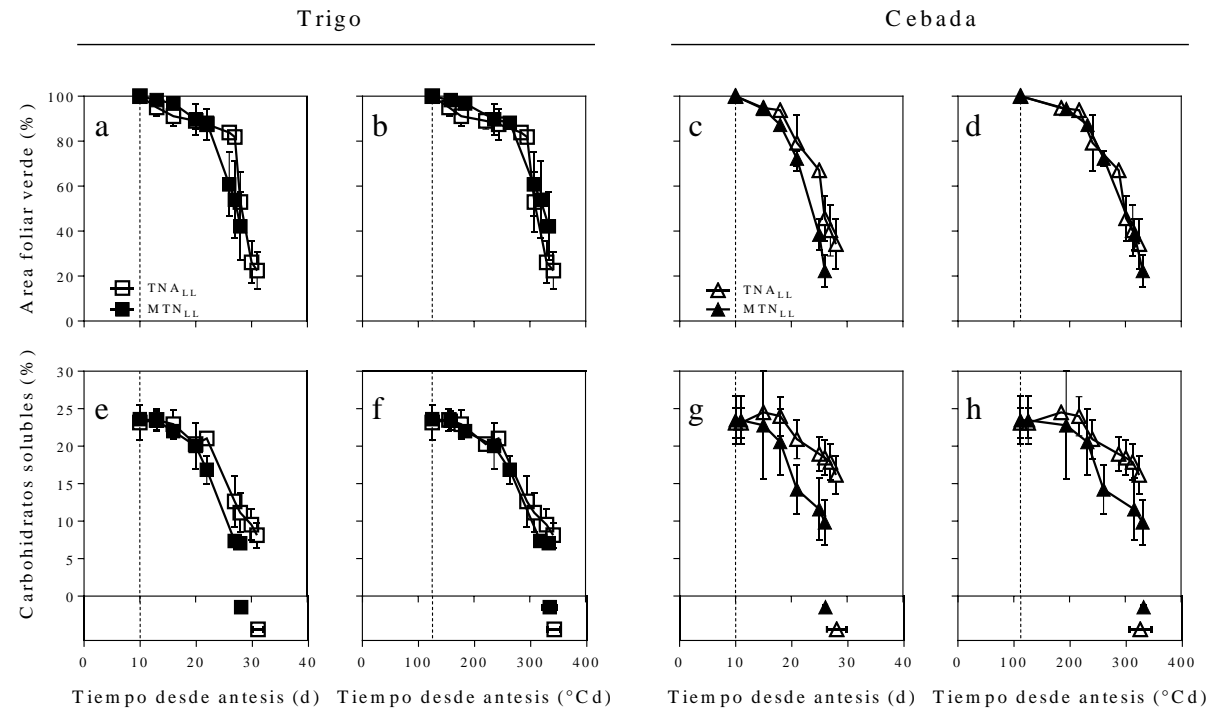


Figura 3.6. Dinámica del porcentaje área foliar verde (promedio de las tres hojas superiores del canopeo, panel superior) y la concentración de carbohidratos solubles en agua en tallos (panel inferior) durante el período de calentamiento nocturno, i.e. desde 10 días post-antesis (línea vertical discontinua) hasta madurez fisiológica (i.e. desde DC65+10d hasta DC90; Zadoks et al., 1974), en cultivos de trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) bajo diferentes regímenes de temperatura nocturna, i.e. temperatura nocturna ambiente (TNA_{LL}, símbolos vacíos) y mayor temperatura nocturna (MTN_{LL}, símbolos llenos), durante 2013. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones con su correspondiente error estándar. La evoluciones de ambos atributos son representadas en (a, c, e, g) días calendarios y en (b, d, f, h) unidades de tiempo térmico luego de DC65, con el fin de evaluarlas con y sin el impacto de la temperatura sobre el desarrollo del grano, respectivamente. Las temperaturas base utilizadas fueron 8.2 °C para trigo (Slafer y Savin, 1991) y 7.5 °C para cebada (Gualano y Benech-Arnold, 2009). En la parte inferior de la figura se indica el momento de ocurrencia (fecha promedio de 3 repeticiones) de DC90.

3.4. Discusión

3.4.1. Sensibilidad del rendimiento frente al incremento de la temperatura nocturna: contribución del peso de grano

En el presente capítulo se evaluó la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas post-antesis. En ambos cultivos, el PG se redujo de manera similar, ca. 3% por °C de incremento en la temperatura nocturna, en línea con la reducción observada en el rendimiento de ca. 4% por °C. El NG tendió a ser menor (aunque no fue estadísticamente significativo, $p = 0.54$) bajo mayores temperaturas nocturnas, principalmente en trigo (ca. 1% por °C de incremento), debido probablemente a una menor fijación de granos en espigas jóvenes de estratos inferiores. Estos resultados complementan los obtenidos en el capítulo 2, donde el incremento de la temperatura nocturna durante el período crítico redujo el rendimiento de trigo y cebada ca. 7% por °C. A pesar de que el impacto de mayores temperaturas nocturnas durante post-antesis fue menor que el observado durante el período crítico previo, es sumamente relevante en términos de producción y comercio de granos. Vinculando el impacto solo de temperaturas nocturnas post-antesis con la producción mundial de trigo y cebada en 2013, 716 y 164 Mt respectivamente (FAO, 2015a), si no se adoptan estrategias de adaptación para estos cultivos, podrían producirse ca. 29 Mt de trigo y 7 Mt de cebada menos por cada °C de incremento en la temperatura nocturna. Estas cantidades de granos representan 20% y 25% de las exportaciones mundiales de trigo y cebada, las cuales alcanzaron 144 y 28 Mt en 2012, respectivamente (FAO, 2015b).

Dado que los estudios focalizados en temperatura nocturna durante el llenado de granos son escasos (Capítulo 1), solo se pueden hacer comparaciones con estudios que analizaron el impacto de temperaturas medias obtenidas por variaciones tanto en la mínima como en la máxima (o solo esta última) dentro del rango de temperaturas moderadamente altas, como es el caso de este trabajo. En este sentido, la información es mucho más abundante para trigo que para cebada. Dos décadas atrás, Wardlaw y Wrigley (1994) revisaron bibliografía sobre el PG logrado en trigo bajo temperaturas post-antesis moderadamente altas e indicaron reducciones de entre 1.4% y 7.5% por °C de incremento en la temperatura media, tanto bajo condiciones de campo como bajo condiciones controladas. Más recientemente, Ottman et al. (2012) mostraron una reducción del PG de ca. 3% por °C de incremento en la temperatura media post-antesis en un estudio a campo donde un trigo primaveral se expuso a mayores temperaturas tanto diurnas como nocturnas a través de variaciones en la fecha de siembra y calentamiento infrarrojo suplementario. En cebada, Savin et al. (1997) observaron una reducción del PG de ca. 1% por °C de incremento en la temperatura media en plantas individuales cultivadas bajo condiciones controladas. Esta menor sensibilidad del PG, comparada con los resultados del presente capítulo, podría estar asociada tanto a (i) un momento más tardío de imposición del calentamiento (desde 20 días post-antesis en adelante; Savin et al., 1997), y/o (ii) a diferencias genotípicas encontradas en cebada (Passarella et al., 2005; Hakala et al., 2012). Ambos aspectos, una menor reducción del PG cuando el calentamiento es aplicado tarde durante el llenado y diferencias genotípicas, también fueron observados en trigo por Lizana y Calderini (2013) bajo condiciones de campo, donde el incremento de la temperatura media se logró principalmente por calentamiento nocturno. Dicho trabajo mostró que el PG del cultivar más sensible se redujo ca. 1.5% o 1% por °C de incremento de la temperatura media desde 3 a 15 días o desde 20 a

32 días post-antesis, respectivamente; mientras que el PG del cultivar más tolerante se redujo ca. 1% por °C solo cuando el calentamiento ocurrió al comienzo del llenado de granos (Lizana y Calderini, 2013). Considerando un mayor período de calentamiento nocturno, desde vaina engrosada (DC45; Zadoks et al., 1974) hasta DC90, Prasad et al. (2008) mostraron una reducción del PG de trigo de ca. 3% por % de incremento en la temperatura nocturna, a pesar de que el número de granos por espiga se redujo ca. 5% por °C, en plantas individuales cultivadas bajo condiciones controladas. A pesar de las diferencias experimentales, todos estos estudios mostraron que las reducciones del PG debido al incremento de temperaturas medias dentro del rango de moderadamente altas están fuertemente asociadas con un acortamiento del llenado de granos. En el presente trabajo, se observaron resultados similares cuando el calentamiento fue debido a mayores temperaturas nocturnas. Una menor duración del llenado gobernó la respuesta.

3.4.2. Sensibilidad del peso de grano frente al incremento de la temperatura nocturna: ¿Efecto directo o indirecto de la temperatura?

Como se mencionó arriba, el PG de trigo y cebada respondió de manera similar a las noches más cálidas en post-antesis, fuertemente gobernado por la tasa de desarrollo. El calentamiento nocturno se aplicó desde 10 días post-antesis en adelante para minimizar posibles efectos sobre el PG potencial (Serrago et al., 2013), y el menor PG fue el resultado de un menor duración efectiva del llenado sin compensación en la tasa de llenado. En este punto resulta importante clarificar si el impacto negativo de mayores temperaturas nocturnas sobre el PG es un efecto directo sobre el desarrollo del grano y/o está parcialmente mediado por efecto sobre el canopeo como fuente de asimilados (Wardlaw et al., 1980; Slafer y Miralles, 1992), dado que la respiración se incrementa exponencialmente con la temperatura (Penning de Vries et al., 1979). Tanto en trigo como en cebada, la intercepción de RFA por parte del área foliar verde y la disponibilidad y consumo (i.e. caída entre DC65+10d y DC90) de carbohidratos solubles no pareció ser afectado por el incremento de la temperatura nocturna. Al comienzo del calentamiento nocturno todos los cultivos interceptaban más del 90% de la RFA y no se registraron diferencias significativas en la dinámica de pérdida de área foliar verde durante el llenado. En el ambiente fototermal con menor temperatura ambiente y mayor rendimiento potencial (2013) solo la cebada calentada consumió más carbohidratos solubles cuando se descartó el impacto del calentamiento nocturno sobre el desarrollo del grano (i.e. análisis en unidades de tiempo térmico). Sin embargo, esto no implicó una respuesta del PG a mayores temperaturas nocturnas diferente a la observada en siembra tardía (i.e. ambiente más cálido de menor rendimiento potencial, 2011) o en trigo. Considerando solo los cultivos no calentados (i.e. bajo temperatura nocturna ambiente) en 2013, cebada aparentemente requirió menos carbohidratos solubles (en términos de concentración) para el llenado de granos que trigo, ya que la caída de reservas en cebada fue menor para una pérdida de área foliar verde similar. Esto posiblemente se deba al mayor índice de área foliar observado en cebada 10 días post-antesis. Entonces, aún si las pérdidas por respiración se incrementan con noches más cálidas, el impacto de las disponibilidad de asimilados sobre el llenado de granos fue insignificante tanto en trigo como en cebada. En el presente trabajo se realizó una medición del intercambio de carbono a nivel de hoja un solo día a mitad del llenado de granos, no registrándose diferencias significativas en respiración entre ambos regímenes de temperatura nocturna (datos no mostrados). Sin embargo, para tener una aproximación más completa del posible efecto de la temperatura nocturna sobre el

intercambio neto de carbono, en futuros estudios, son necesarias mediciones a nivel de canopeo.

La falta de impacto del incremento de temperaturas nocturnas consistente sobre la disponibilidad de fuente y variable sobre el peso de grano individual en diferentes posiciones de las espigas de trigo y cebada, sugiere que el efecto negativo de mayores temperaturas nocturnas sobre el PG estuvo directamente relacionado con procesos dentro del mismo grano (Wardlaw et al., 1980; Slafer y Miralles, 1992). Dado que los granos de espiguillas centrales, o los granos proximales dentro de una espiguilla en particular, tienen prioridad para el suministro de asimilados (Bremner y Rawson, 1978), una limitación por fuente debido a las noches más cálidas debería haber sido detectada en granos ubicados en posiciones desfavorables como espiguillas apicales o basales y/o eventualmente en granos distales (trigo) dentro de las espiguillas centrales (Miralles y Slafer, 1995a). Sin embargo, ninguno de los efectos mencionados fue observado en el presente trabajo. Por lo tanto, un desarrollo acelerado bajo mayores temperaturas nocturnas fue la principal causa de reducción en el PG como consecuencia de un acortamiento de la duración efectiva del llenado de granos, tanto en cultivos de trigo como de cebada. Mayores temperaturas nocturnas post-antesis pueden entonces dar lugar a pérdidas cuantitativamente importantes debido a su efecto directo sobre el desarrollo del grano, lo cual podría ser particularmente grave en altos niveles de rendimiento donde los cereales de invierno son comúnmente considerados como limitados por destinos (Wardlaw et al., 1980; Slafer y Miralles, 1992; Borrás et al., 2004; Serrago et al., 2013). En otras palabras, la falta de limitación por fuente del rendimiento de trigo y cebada no implica ausencia de impacto negativo de mayores temperaturas nocturnas.

3.4.3. Sensibilidad del rendimiento frente al incremento de la temperatura nocturna: respuesta de la tasa de desarrollo a la temperatura

La relevancia del desarrollo del cultivo para explicar la respuesta del PG y, por ende, del rendimiento a noches post-antesis más cálidas se vuelve importante en la cuantificación del impacto de los escenarios actuales y futuros de cambio climático sobre la producción de trigo y cebada. En el presente trabajo, la duración del llenado de granos calculada en unidades de tiempo térmico, considerando una temperatura base de 8.2 °C en trigo (Slafer y Savin, 1991) y 7.5 °C en cebada (Gualano y Benech-Arnold, 2009), no difirió entre regímenes de temperatura nocturna ($p = 0.89$) o ambientes fototermiales ($p = 0.88$), y ambos cultivos tuvieron una duración similar, ca. 330 °Cd (Figura 3.7). Esta falta de influencia sobre la aproximación de tiempo térmico del calentamiento asimétrico impuesto a cultivos de trigo y cebada está en línea con otros estudios que indicaron ausencia de efecto de la amplitud térmica en un rango de temperatura similar al explorado en el presente trabajo (Slafer y Rawson, 1996). En regiones muy frías, donde el calentamiento podría incluso beneficiar la performance de trigo de hábito invernal (i.e. materiales con marcados requerimientos de vernalización), no se encontraron diferencias entre calentamientos nocturnos y calentamientos tanto nocturnos como diurnos (Fang et al., 2015).

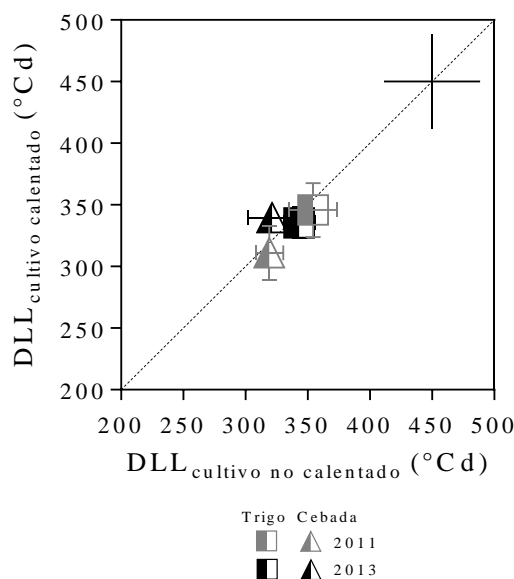


Figura 3.7. Contraste en la duración del llenado de granos (DLL) calculada en unidades de tiempo térmico entre cultivos calentados (i.e. mayor temperatura nocturna) y no calentados (i.e. temperatura nocturna ambiente). Cada punto, obtenido a partir del promedio de 3 repeticiones de cultivos calentados (error estándar horizontal) y 3 de no calentados (error estándar vertical), corresponde a trigo (cuadrados) y cebada (triángulos) durante 2011 (símbolos grises) o 2013 (símbolos negros). La temperatura base utilizada fue de 8.2 °C en trigo (Slafer y Savin, 1991) y 7.5 °C en cebada (Gualano y Benech-Arnold, 2009). La línea discontinua indica la relación 1 a 1 y la cruz la diferencia mínima significativa entre tratamientos (Tukey, $\alpha = 0.05$).

Teniendo en cuenta que la determinación del PG y, por lo tanto, del rendimiento de trigo y cebada bajo mayores temperaturas durante el llenado de granos esta fundamentalmente gobernada por el desarrollo de los cultivos, una pregunta que se plantea es si existe variabilidad genotípica suficiente y útil en la respuesta de la tasa de desarrollo al calentamiento nocturno, lo cual podría implicar tener variabilidad en las temperaturas cardinales (Fischer et al., 2014; Sadras y Dreccer, 2015). En general, las temperaturas cardinales varían a lo largo del ciclo del cultivo, detectándose algún grado de variabilidad genotípica entre cultivares de trigo dentro de una etapa en particular (Slafer y Rawson, 1995a; Porter y Gawith, 1999). Slafer y Rawson (1994), luego de revisar la literatura disponible, encontraron variabilidad genotípica en la sensibilidad de la tasa de desarrollo de trigo a la temperatura durante el llenado de granos. Contrariamente, Parent y Tardieu (2012) no encontraron variabilidad genotípica en la sensibilidad de la tasa de desarrollo a la temperatura, luego de realizar un meta-análisis que incluyó trigo, cebada y otros 15 cultivos. En este punto es importante considerar la metodología de análisis utilizada, ya que la misma puede ayudar o impedir la búsqueda de variabilidad genotípica en la respuesta de la tasa de desarrollo a la temperatura (Parent y Tardieu, 2014). Slafer y Rawson (1994) utilizaron valores absolutos de tasa de desarrollo (d^{-1}) y asumieron una respuesta de tipo lineal; mientras que Parent y Tardieu (2012) relativizaron los valores absolutos de tasa de desarrollo a una temperatura estándar (20 °C) y utilizaron una respuesta de tipo Arrhenius, la cual puede enmascarar pequeñas pero cuantitativamente importantes diferencias genotípicas. Dado que

el impacto en términos absolutos (no relativo) es lo que finalmente importa a nivel productivo, más información sobre la variabilidad existente en la respuesta de la tasa desarrollo a la temperatura resultaría útil para diseñar estrategias de mejora para escenarios de mayores temperaturas nocturnas. Comparado con las etapas pre-antesis, donde la longitud de las mismas puede ser además manipulada por medio de la sensibilidad al fotoperíodo y vernalización, la duración del llenado de granos es solo modulada por el efecto universal de la temperatura (Slafer y Rawson, 1994). Esto representa un claro desafío para los esfuerzos del mejoramiento de cultivos.

3.5. Conclusiones

En este capítulo, mediante aproximaciones propias de la fisiología de cultivos, se evaluó la respuesta a mayores temperaturas nocturnas post-antesis de trigo y cebada. En ambos cultivos, el PG se redujo de manera similar, ca. 3% por °C de incremento en la temperatura nocturna dentro del rango entre ca. 14 y 22 °C (ca. Entre 18 y 25 °C de temperatura media). Esta fue la principal causa de la reducción del rendimiento observada tanto en trigo como en cebada, ca. 4% por °C de calentamiento nocturno. El efecto más importante de mayores temperaturas nocturnas, asociado a la reducción del PG, fue un desarrollo acelerado que acortó la duración efectiva del llenado de granos en ambos cultivos. La disponibilidad de fuente no pareció ser un factor limitante bajo las condiciones evaluadas, i.e. cultivos sin limitaciones hídricas, nutricionales o bióticas expuestos a incrementos de la temperatura nocturna con variaciones dentro del rango de temperaturas moderadamente altas. Los resultados sugieren que las mayores temperaturas nocturnas post-antesis tuvieron un efecto directo sobre el PG mediado por la respuesta del desarrollo a la temperatura. Entonces, cuando las noches más cálidas son el ambiente objetivo, las decisiones tanto de manejo como de mejora deberían focalizarse fundamentalmente sobre el desarrollo del cultivo.

CAPÍTULO 4.

Noches más cálidas en la Región Pampeana: impacto sobre el rendimiento de trigo y cebada y posibles estrategias de adaptación⁵

⁵ Los principales resultados de este capítulo están incluidos en: *García, G.A., Miralles, D.J., Serrago, R.A., Alzueta, I., Huth, N., Dreccer, M.F. Warm nights in the Argentine Pampas: modelling its impact on wheat and barley yield shows yield reductions.* (enviado a Agric. Sys.).

4.1. Introducción

Más del 90% de las ca. 12 millones de toneladas de trigo, y casi la totalidad de los ca. 4 millones de toneladas de cebada que produce anualmente Argentina provienen de la Región Pampeana (Agroindustria, 2016; INASE, 2016; INTA, 2016). Si bien se considera una región uniforme, existe una importante variabilidad edafo-climática (Hall et al., 1992) que puede generar diferentes respuestas a un determinado factor ambiental como las temperaturas nocturnas. Estudios previos han evaluado el impacto de la temperatura media y la radiación solar sobre la determinación del rendimiento potencial (solo de trigo) a nivel regional, en escenarios actuales (Magrin et al., 1993; Menéndez y Satorre, 2007) y/o futuros (Magrin et al., 2005; Magrin et al., 2009; Ortiz de Zárate et al., 2015). Sin embargo, la respuesta del rendimiento o atributos importantes del mismo, tanto de trigo como de cebada, a variaciones en las temperaturas nocturnas ha sido escasamente evaluada en la Región Pampeana (Sadras y Monzon, 2006; Magrin et al., 2009).

El diseño de medidas de adaptación requiere entender la respuesta del cultivo a mayores temperaturas nocturnas. En los capítulos previos de esta tesis se analizó, mediante aproximaciones propias de la fisiología de cultivos, la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas durante las dos principales etapas ontogénicas, el período crítico (Capítulo 2) y el llenado de granos (Capítulo 3). Tal como se describió en dichos capítulos, el desarrollo del cultivo fue el factor clave en la respuesta del rendimiento a noches más cálidas. En líneas generales, incrementos de las temperaturas nocturnas aceleran el desarrollo, acortando la duración de etapas claves del ciclo del cultivo, lo cual impacta negativamente sobre el componente del rendimiento que está siendo determinado (e.g. NG durante el período crítico). En este sentido, el marcado impacto que tienen las condiciones de crecimiento previas e inmediatamente posteriores a floración exploradas por los cultivos sobre la determinación del rendimiento (Fischer, 1985; Arisnabarreta y Miralles, 2008; Fischer, 2008) quedó también demostrado cuando la variación ambiental está forzada por temperaturas nocturnas. La reducción del rendimiento tanto de trigo como de cebada fue de ca. 7% por °C de incremento de la temperatura nocturna durante el período crítico (Capítulo 2), mientras que el calentamiento durante el llenado de granos redujo el rendimiento ca. 4% por °C (Capítulo 3). En base a estos resultados, cuantificar la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico en la Región Pampeana brinda una herramienta más en la toma de decisiones por parte de productores y/o asesores técnicos. Considerando la escala a abordar, los modelos de simulación de cultivos resultan una herramienta útil para cuantificar impactos y evaluar posibles estrategias de adaptación a escenarios actuales y futuros (Bert et al., 2006; Zheng et al., 2012; Asseng et al., 2015b; Chenu, 2015).

Los resultados obtenidos sugieren que las estrategias de manejo y mejora para cultivos de trigo y cebada expuestos a mayores temperaturas nocturnas deberían tener como objetivo mantener la captura de recursos durante el período crítico y, consecuentemente, la producción de biomasa para minimizar las pérdidas de rendimiento (Capítulo 2). En este sentido, es necesaria la cuantificación de la variabilidad genética útil existente en la respuesta de la tasa desarrollo a la temperatura (Capítulo 3). Mientras tanto, se sugieren siembras más tempranas y/o cultivares de ciclo más largo como estrategias de adaptación rápidamente adoptables en respuesta al calentamiento global (Zheng et al., 2012; Fischer et al., 2014). Las siembras tempranas podrían evitar el calentamiento nocturno exponiendo al cultivo a condiciones relativamente más frescas durante el período crítico y/o beneficiando la performance de un doble cultivo (e.g. cebada-maíz) al permitir una siembra más temprana del segundo cultivo (Calviño y Monzon, 2009;

Andrade et al., 2015). La tolerancia a heladas puede resultar un aspecto relevante en términos de mejora (Frederiks et al., 2015), agregando valor a las siembras tempranas (Zheng et al., 2015), dado que un desarrollo acelerado implica naturalmente una floración más temprana, con mayor riesgo de helada. A pesar de que se proyectan adelantos en la fecha de última helada bajo escenarios de mayores temperaturas nocturnas, es un evento con gran variación espacial (Fernández-Long et al., 2013; Zheng et al., 2015) y su ocurrencia en escenarios climáticos futuros no se descarta (Sillmann et al., 2013b). Además de exponer al cultivo a condiciones relativamente más frescas, una floración temprana pretende evitar el impacto de muy altas temperaturas ("golpes de calor"; Wardlaw y Wrigley, 1994; Stone et al., 1995; Savin et al., 1997) no solo durante el llenado de granos sino también durante el período crítico, ya que puede reducir marcadamente el NG si este evento ocurre unos días antes de DC65 (Saini y Aspinall, 1982; Prasad y Djanaguiraman, 2014). En síntesis, la modificación de la fecha de siembra y/o uso de cultivares de diferente largo de ciclo a fin de reducir el impacto de noches más cálidas debe tener como premisa ubicar la floración de los cultivos de trigo y cebada en una "ventana de bajo riesgo" de ocurrencia de heladas y golpes de calor (Zheng et al., 2012; Wang et al., 2015). Estos aspectos son directa o indirectamente considerados por productores y técnicos de la Región Pampeana, resultando valioso evaluar la factibilidad de estas estrategias de adaptación a mayores temperaturas nocturnas.

Este capítulo tuvo como objetivo cuantificar la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas y explorar posibles estrategias de adaptación en localidades representativas de la Región Pampeana. La aproximación utilizada pone énfasis en la fenología del cultivo, fundamentalmente en mantener o incluso incrementar la duración del período crítico. El uso de modelos de simulación de cultivos, sumado a la obtención de series climáticas históricas y sintéticas, permitió el salto de escala desde experimentos funcionales a campo a la caracterización regional de la respuesta.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Región Pampeana: sitios representativos y series climáticas históricas

La Región Pampeana, llanura de más de 52 millones de hectáreas que se extiende desde 29° S a 39°S y desde 57°O hasta 65°O (Menéndez y Satorre, 2007), es la principal zona productiva de cultivos de grano en Argentina (ca. 90 % de la producción nacional; Agroindustria, 2016). Una descripción completa de las características agroecológicas y productivas de la región puede encontrarse en Hall et al. (1992), Calviño y Monzon (2009) o Satorre (2011). Se eligieron 16 localidades dentro de la Región Pampeana (Figura 4.1) en base a: (i) su representatividad de las diferentes zonas de producción de cereales de invierno, y (ii) la disponibilidad de registros climáticos extensos (más de 40 años) y de calidad (i.e. datos completos revisados). Se utilizaron datos diarios completos de temperaturas máximas y mínimas, precipitaciones y heliofanía para cada una de las localidades en el período 1961-2014, registrados en estaciones meteorológicas del Servicio Meteorológico Nacional y del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, recopilados y revisados por el Centro Regional del Clima para el Sur de América del Sur (CRC-SAS, 2016). A partir de los datos de heliofanía se estimó la radiación solar diaria en base al método de Ångström-Prescott (Paulescu et al., 2016), el cual demostró ser más preciso para la región (Schmidt et al., 2015).

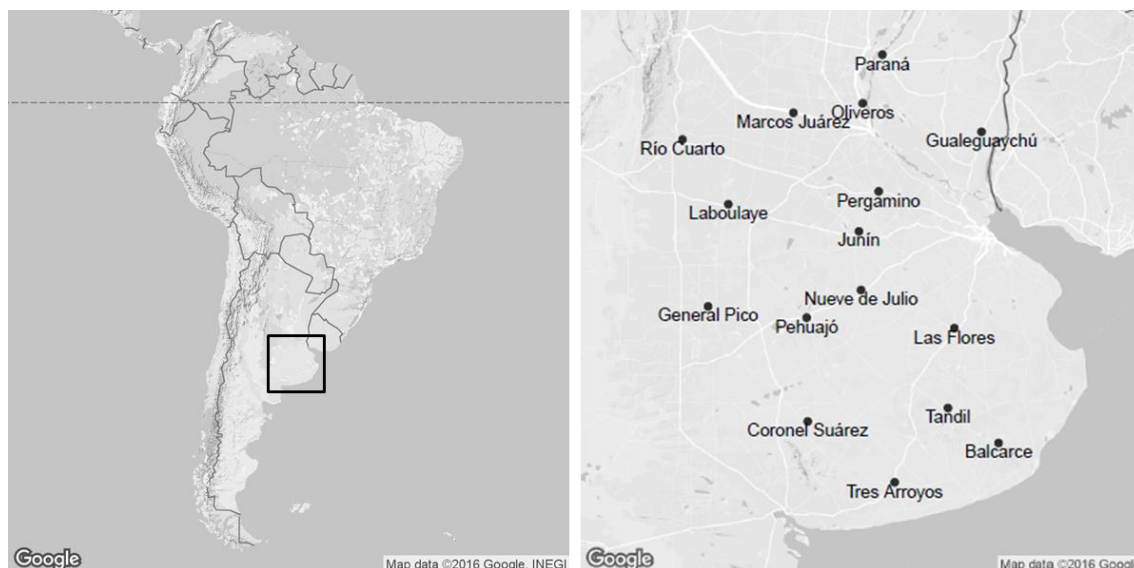


Figura 4.1. Región Pampeana, ubicación y localidades seleccionadas para evaluar la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas.

4.2.2. Simulación de fenología y rendimiento de cultivos de trigo y cebada con series climáticas históricas: modelos APSIM

Se realizaron simulaciones de cultivos de trigo y cebada a fin de poder analizar y cuantificar: (i) las tendencias climáticas en períodos determinados por la fenología del cultivo, (ii) la variación inter-anual del rendimiento y fenología, y (iii) la respuesta del rendimiento a las variaciones térmicas. Se utilizaron los módulos APSIM-wheat y APSIM-barley (versión 7.7) del Sistema Simulador de Producción Agrícola (APSIM, Keating et al., 2003; Holzworth et al., 2014). Estos modelos han sido ampliamente validados en diferentes ambientes productivos del mundo, principalmente en Australia (Asseng et al., 1998; Asseng et al., 2000; Asseng et al., 2012; Zhang et al., 2012).

Se utilizó un genotipo de trigo (cultivar ‘Baguette 601’) y uno de cebada (cultivar ‘Scarlett’). Estos materiales se eligieron por: (i) tener una longitud de ciclo potencialmente adaptable a las localidades seleccionadas (Figura 4.1), y (ii) contar con suficientes datos de fenología y rendimiento para calibrar y validar en la Región Pampeana los parámetros correspondientes. ‘Baguette 601’⁶ es considerado un cultivar de trigo de alto rendimiento potencial y ciclo intermedio dentro del amplio mercado varietal argentino (Miralles et al., 2014; INASE, 2016); mientras que en el caso de cebada la variabilidad fenológica de las variedades actuales del mercado argentino es considerablemente menor y ‘Scarlett’ ha sido el cultivar más difundido en la región en la última década (Capítulo 2), considerado de ciclo intermedio (Alzueta et al., 2014; INTA, 2016). Se utilizaron datos de fenología y rendimientos de ensayos realizados por el grupo de fisiología de cereales de invierno de la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, para calibrar ambos cultivares. ‘Baguette 601’ y ‘Scarlett’ se calibraron en base a cultivares de referencias disponibles en la versión 7.7 de APSIM, siendo necesario modificar 3 y 5 parámetros, respectivamente (Cuadro 4.1).

⁶ ‘Baguette 13 Premium’, el cultivar de trigo utilizado en los experimentos a campo (Capítulos 2 y 3), es de menor longitud de ciclo, resultando un material demasiado corto para el sur de la Región Pampeana.

Cuadro 4.1. Calibración del cultivar de trigo ('Baguette 601') y cebada ('Scarlett') utilizado en las simulaciones con APSIM versión 7.7 (Holzworth et al., 2014). Se detallan el cultivar sobre el que se basó la calibración y el valor asignado a los parámetros modificados en cada caso.

Cultivar		Baguette 601 (trigo)	Scarlett (cebada)
Basado en:		NewZealand_base_cultivar (APSIM-wheat v7.7)	base_cultivar (APSIM-barley v7.7)
Parámetros modificados	vern_sens	0.5	0.8
	photop_sens	4	3.6
	tt_floral_initiation	-	400
	tt_start_grain_fill	-	545
	grains_per_gram_stem	28	35
	max_grain_size	0.041	-

vern_sens: sensibilidad a la vernalización (0-5); photop_sens: sensibilidad al fotoperíodo (0-5); tt_floral_initiation: duración DC30-DC60 (°Cd); tt_start_grain_fill: duración DC71-DC87 (°Cd); grains_per_gram_stem: granos fijados por peso de tallos en DC60 (granos g⁻¹); max_grain_size: peso máximo de grano (g).

Estos parámetros se validaron utilizando datos de experimentos independientes, principalmente de las redes nacionales de ensayos comparativos de rendimiento (INASE, 2016; INTA, 2016), las cuales incluyeron varias de las localidades utilizadas en este trabajo (e.g. Paraná, Marcos Juárez, Pergamino, Nueve de Julio, Tandil, Coronel Suárez, Balcarce y Tres Arroyos). Los valores de tiempo a floración (i.e. siembra-DC65) y rendimiento simulados, tanto para trigo como para cebada, tuvieron una precisión aceptable, con errores (raíz cuadrada del error cuadrático medio normalizada) de ca. 3% en fenología y 10% en rendimiento (Figura 4.2).

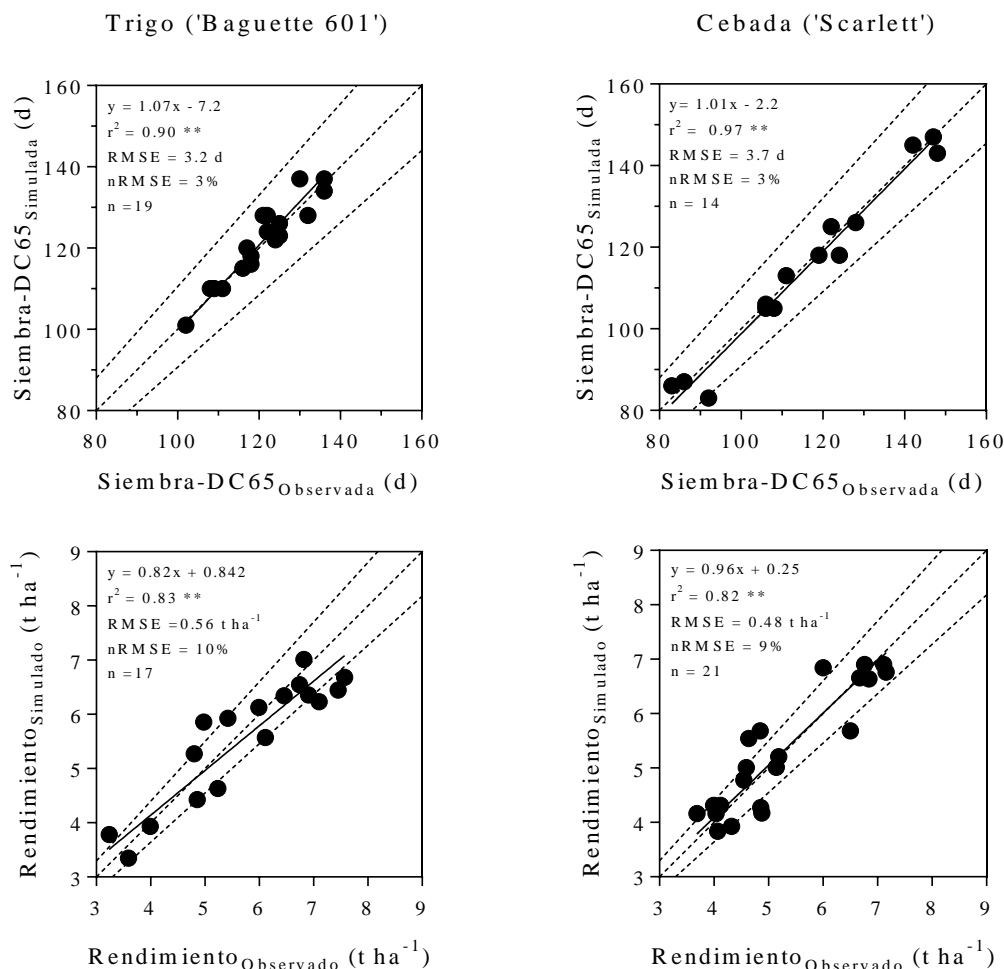


Figura 4.2. Evaluación de la performance de los cultivares de trigo ('Baguette 601') y cebada ('Scarlett') calibrados para APSIM versión 7.7 (Holzworth et al., 2014), en términos de fenología, tiempo desde siembra a antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), y rendimiento. Se indica el ajuste obtenido mediante regresión lineal (modelo tipo II), el coeficiente de regresión, la probabilidad (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: no significativo) correspondiente, la raíz cuadrada del error cuadrático medio (RMSE), la RMSE normalizada (nRMSE) y el número de observaciones (n). Las líneas punteadas indican la relación 1:1 (central) y variaciones de $\pm 10\%$.

Se realizaron simulaciones en cada una de las 16 localidades para el período 1961-2014 sobre un suelo representativo de la misma (Cuadro 4.2). Dado que el trabajo se focalizó en el impacto de temperaturas nocturnas sobre el rendimiento potencial de trigo y cebada, todos los cultivos fueron simulados sin limitaciones de agua o nitrógeno (limitaciones de otros nutrientes o bióticas no son consideradas por los modelos). Para ello se programaron riegos periódicos en base a la disponibilidad de agua en el suelo y la ocurrencia de precipitaciones (se mantuvo el perfil cercano a 100% de agua útil), y fertilizaciones nitrogenadas periódicas, manteniendo ca. 100 kg de nitrógeno por ha en los 3 horizontes superiores del perfil. En todos los casos se sembraron 300 plantas por m² a 5 cm de profundidad y a una distancia entre surcos de 0.175m.

Cuadro 4.2. Coordenadas geográficas, tipo de suelo (SoilSurveyStaff, 2014), fechas de siembra para los cultivares de trigo y cebada utilizados, en base a la fecha óptima de antesis (DC65; Zadoks et al., 1974) calculada, y valores promedio de temperaturas mínima (Tmin) y máxima (Tmax) y de radiación solar incidente (RS) para el trimestre septiembre-octubre-noviembre durante el período 1961-2014, para cada una de las localidades representativas de la Región Pampeana (ordenadas de norte a sur). La línea discontinua separa la región en norte y sur (detallado en la sección 4.2.2).

Localidad	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)	Tipo de suelo	Fecha de siembra		Fecha óptima DC65	Septiembre-octubre-noviembre		
					Trigo	Cebada		Tmin (°C)	Tmax (°C)	RS (MJ m ⁻² d ⁻¹)
Paraná	-31.78	-60.48	78	Argiudol ácuico	11-may	01-jun	21-sep	12.4	24.4	20.5
Oliveros	-32.55	-60.85	26	Argiudol vértico	26-may	16-jun	06-oct	11.8	24.2	20.0
Marcos Juárez	-32.7	-62.15	114	Argiudol típico	26-may	21-jun	10-oct	10.7	24.8	19.6
Gualectuaychú	-33	-58.62	21	Paludert argílico crómico	21-may	06-jun	01-oct	11.6	23.7	18.5
Río Cuarto	-33.12	-64.23	421	Haplustol típico	06-may	26-may	27-sep	11.1	23.7	18.9
Pergamino	-33.93	-60.55	65	Argiudol típico	21-may	16-jun	13-oct	10.1	23.1	19.9
Laboulaye	-34.13	-63.37	137	Haplustol udorthentico	16-may	11-jun	10-oct	9.9	24.1	20.2
Junín	-34.55	-60.92	81	Argiudol típico	26-may	21-jun	16-oct	9.8	22.7	19.4
Nueve de Julio	-35.45	-60.88	76	Hapludol thapto árgico	21-may	16-jun	15-oct	10.0	22.7	19.6
General Pico	-35.7	-63.75	145	Haplustol éntico	01-jun	26-jun	21-oct	9.7	23.5	16.4
Pehuajó	-35.87	-61.9	87	Hapludol típico	06-jun	01-jul	26-oct	9.4	22.1	19.5
Las Flores	-36.03	-59.13	36	Hapludol thapto árgico	26-jun	16-jul	04-nov	8.5	21.5	19.1
Tandil	-37.23	-59.25	175	Argiudol típico	26-jun	21-jul	13-nov	7.1	19.8	18.4
Coronel Suárez	-37.43	-61.88	233	Argiudol típico	11-jul	21-jul	17-nov	6.8	20.5	19.6
Balcarce	-37.75	-58.3	130	Argiudol típico	21-jun	16-jul	12-nov	7.4	19.3	18.7
Tres Arroyos	-38.33	-60.25	109	Argiudol típico	16-jun	11-jul	06-nov	7.9	20.4	18.4

En todas las localidades, cada año se simularon 20 fechas de siembra (5-6 días de intervalo) desde el 1 de mayo al 6 de agosto a fin de cubrir toda la ventana de siembra frecuentemente utilizada en la Región Pampeana, y luego se utilizaron los datos simulados solo en la fecha de siembra considerada óptima. Esta fecha es aquella que, en promedio para el período de tiempo considerado y el cultivar utilizado, ubica la floración del cultivo (i.e. DC65) en una “ventana de bajo riesgo” de ocurrencia de heladas y golpes de calor. Esta ventana temporal se determinó en base a la metodología utilizada por Zheng et al. (2012). En cada localidad se definió, para cada año de la serie histórica, al último día de heladas como el último día del año con temperatura mínima del aire menor o igual a 2 °C (Frederiks et al., 2015), y al primer día de golpe de calor como el primer día luego del 1 de julio con temperatura máxima del aire mayor o igual a 32 °C (Wardlaw y Wrigley, 1994; Stone et al., 1995; Savin et al., 1997). En los años sin ocurrencia de heladas y/o golpes de calor, se asumió el 1 de Julio como último día de heladas y/o el 31 de diciembre como primer día de golpe de calor. A partir de la distribución de probabilidad de estos eventos extremos en el período analizado (1961-2014), se definió la “ventana de bajo riesgo” para la ocurrencia de DC65 (Figura 4.3). En base a consultas realizadas a asesores técnicos de las diferentes zonas, se separaron y adoptaron criterios de riesgo levemente diferentes para las localidades ubicadas al sur y norte de la región (Cuadro 4.2). En el sur, se tomó como umbral para heladas al percentil 75 de la probabilidad acumulada y como umbral de golpe de calor al percentil 30, i.e. la ventana de bajo riesgo para floración fue el período de tiempo con menos de 25% de probabilidad de ocurrencia de heladas y menos del 30% de probabilidad de ocurrencia de un golpe de calor. Dentro de este rango, la fecha óptima para la ocurrencia de DC65 fue la correspondiente al umbral de heladas, priorizando floraciones más tempranas (mayor riesgo) de mayor potencialidad (Menéndez y Satorre, 2007) y el posible adelanto en la fecha de siembra del cultivo estival siguiente (Monzon et al., 2007). En las localidades ubicadas al norte de la región también se tomó el percentil 30 como umbral para golpe de calor y el percentil 80 en el caso de heladas (i.e. se asume menor riesgo, probabilidad menor al 20% de ocurrencia de heladas). La fecha promedio entre ambos umbrales se tomó como fecha óptima de floración para trigo y cebada en estas localidades. En los casos en que la fecha umbral de golpe de calor fue anterior a la de heladas, se tomó esta última como fecha óptima para la ocurrencia de DC65. A diferencia de trigo, en cebada DC65 normalmente ocurre previo a espigazón (DC59; Zadoks et al., 1974). En este momento, cuando la espiga emerge completamente por fuera de la vaina de la hoja bandera, es cuando las flores y/o granos jóvenes están más expuestos al estrés por helada o golpe de calor. Teniendo en cuenta este aspecto, en cebada se corrigió la fecha óptima para floración determinada de acuerdo a las probabilidades de heladas y golpes de calor, adelantándola 5 o 7 días en localidades ubicadas al norte y sur de la región, respectivamente.

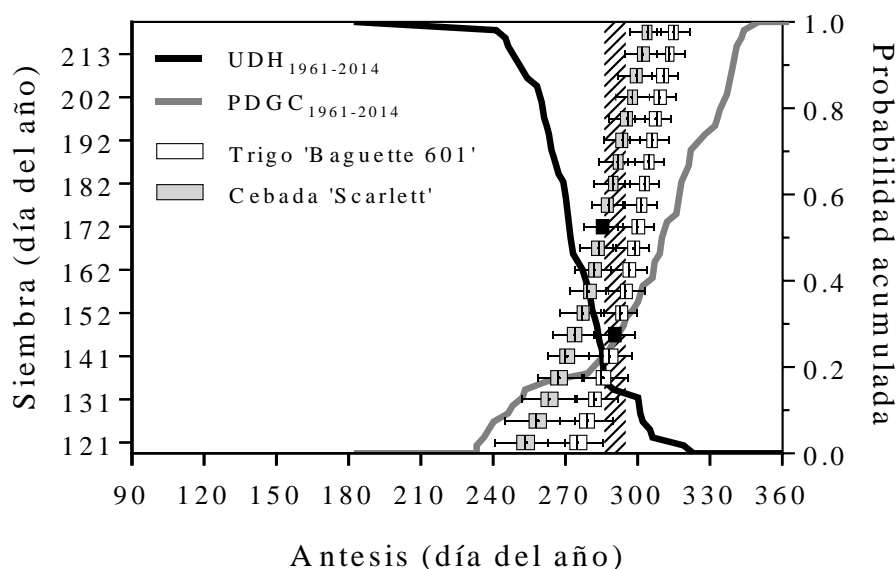


Figura 4.3. Determinación de la fecha de siembra óptima para el cultivar utilizado, en base a la metodología utilizada por Zheng et al. (2012). Impacto de la fecha de siembra de los cultivares de trigo ('Baguette 601') y cebada ('Scarlett') sobre la fecha de antesis (DC65; Zadoks et al., 1974) simulada con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2), comparado con la ocurrencia de eventos térmicos extremos (ejemplo para la localidad de Junín). Las cajas y bigotes muestran la variación en fecha de DC65 (eje x) para las diferentes fechas de siembra simuladas para el período 1961-2014 (eje y, cada 5-6 días desde el 1 de mayo al 6 de agosto), tanto para trigo (símbolos blancos) como para cebada (símbolos grises). Las líneas llenas indican la probabilidad acumulada de la fecha de último día de helada (UDH, línea negra, temperatura mínima menor o igual a 2 °C) y de primer día de golpe de calor (PDGC, línea gris, temperatura máxima mayor o igual a 32 °C) durante el período 1961-2014. Las líneas oblicuas indican la "ventana de bajo riesgo" para la floración de los cultivos, delimitada (en este caso) entre el percentil 80 de UDH y el percentil 30 de PDGC. Las cajas y bigotes negros indican la fecha óptima de DC65⁷ y, por ende, de siembra de los cultivares de trigo y cebada simulados.

En cada localidad y año se simularon, a partir de las fechas de siembra óptimas determinadas, los estadios ontogénicos DC11 (emergencia), inicio del período crítico, DC65 (antesis), fin del período crítico y DC90 (madurez fisiológica) del cultivo. Dado que los cultivares fueron calibrados para simular con una precisión aceptable la fecha de DC65 (Figura 4.2), pero no del período crítico en forma detallada (i.e. desde DC33 hasta DC65+10d; Capítulo 2), tanto en trigo como en cebada se asumió una duración del período crítico de 400 °Cd. Utilizando una temperatura base de 4.5 °C (Fischer, 1985), se calculó la fecha de inicio del período crítico en 300 °Cd previos a la fecha de DC65 simulada, y la fecha

⁷ La fecha óptima de antesis para cebada es anterior (en días calendarios) a la de trigo (puede estar expuesta a un mayor riesgo de heladas) dado que en cebada la espigazón (estadio en el que las flores y/o granos jóvenes están más expuestos al estrés por helada o golpe de calor) ocurre luego.

de fin en 100 °Cd luego de DC65. El ciclo completo del cultivo se dividió en las siguientes etapas: (i) establecimiento y macollaje, desde DC11 a inicio del período crítico, (ii) período crítico, y (iii) llenado efectivo de granos, desde fin de período crítico hasta DC90.

4.2.3. Tendencias climáticas históricas: análisis estacional y dependiente de la fenología del cultivo

El análisis de los datos climáticos observados en el período 1961-2014 tuvo dos aproximaciones, evaluaciones focalizadas en (i) una determinada estación del año y (ii) en etapas fenológicas simuladas para los cultivos de trigo y cebada. Para el análisis estacional, en cada localidad se calculó el promedio de temperatura máxima, mínima y media, y de radiación solar incidente para el trimestre septiembre-octubre-noviembre, cada año de la serie climática. Durante este trimestre tiene lugar el período crítico y el llenado de granos de trigo y cebada en gran parte de la Región Pampeana (Menéndez y Satorre, 2007; Calviño y Monzon, 2009). Se estudió la evolución temporal de las temperaturas en el período 1961-2014 a partir de las tendencias ($^{\circ}\text{C}$ década $^{-1}$) lineales (Ecuación 4.1), i.e. pendiente de la relación entre temperatura y año ($\partial T/\partial \text{año}$, $^{\circ}\text{C}$ año $^{-1}$). Para ello se realizaron análisis de regresión lineal tipo II entre las diferentes temperaturas y el tiempo (años), estimando pendientes con el procedimiento lmodel2 de R (Legendre, 2013).

$$\text{Tendencia térmica } (^{\circ}\text{C} \text{ década}^{-1}) = (\partial T/\partial \text{año}) * 10 \quad (\text{Ecuación 4.1})$$

Para el análisis fenológico-climático, se calculó el promedio de temperatura máxima, mínima y media, y de radiación solar incidente (también se calculó la suma en este caso) para las diferentes etapas fenológicas simuladas con APSIM. En forma análoga a lo realizado para el trimestre septiembre-octubre-noviembre, se determinó la tasa de cambio o tendencia ($^{\circ}\text{C}$ década $^{-1}$) registrada durante 1961-2014 en las diferentes temperaturas (Ecuación 4.1), pero acotadas al ciclo total y a las diferentes etapas.

4.2.4. Respuesta del cultivo a variaciones en las temperaturas mínimas históricas

Se estimó la respuesta del rendimiento, la duración y la radiación solar acumulada durante el período crítico a las variaciones en temperatura mínima durante esta etapa. A fin de obtener resultados comparables entre las diferentes localidades, cada atributo del cultivo simulado (VA) se relativizó ($VA_{r.C*L}$) al promedio del cultivo y la localidad en toda la serie climática ($VA_{\bar{x}.C*L}$) (Ecuación 4.2).

$$VA_{r.C*L} = VA / VA_{\bar{x}.C*L} \quad (\text{Ecuación 4.2})^8$$

De manera similar a lo realizado en los capítulos 2 y 3, la pendiente de la relación entre valores relativos al promedio del cultivo y la localidad de un determinado atributo ($VA_{r.C*L}$) y temperaturas mínimas promedio de la etapa ($\partial VA_{r.C*L}/\partial T_{\text{min}}$, $^{\circ}\text{C}^{-1}$) fue considerada como la respuesta ($\% \text{ } ^{\circ}\text{C}^{-1}$) de dicho atributo a los incrementos en la temperatura nocturna

⁸ Las ecuaciones 2.2 y 4.2 son iguales. Sin embargo, en esta última se destaca el valor relativo del atributo para cada localidad ($VA_{r.C*L}$), lo cual permite compararlas. La primera ecuación (Capítulos 2 y 3) se utiliza para una sola localidad (Buenos Aires).

(Ecuación 4.3). Las pendientes (i.e. respuestas) se obtuvieron por medio de análisis de regresión lineal tipo II.

$$\text{Respuesta} = (\partial V_{A_{r,C*L}} / \partial T_{\min}) * 100 \quad (\text{Ecuación 4.3})$$

En forma análoga a la determinación de tendencias térmicas (Ecuación 4.1), las variaciones inter-anales del rendimiento y de la fenología de trigo y cebada simulados durante 1961-2014 también fueron evaluadas mediante tendencias ($t \text{ ha}^{-1} \text{ década}^{-1}$ o $d^{-1} \text{ década}^{-1}$, respectivamente) lineales (Ecuación 4.4), i.e. pendiente de la relación entre el atributo (rendimiento o etapa fenológica) simulado y año ($\partial A / \partial \text{año}$, $t \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ o $d^{-1} \text{ año}^{-1}$). Las pendientes (i.e. tendencia) se obtuvieron por medio de análisis de regresión lineal tipo II.

$$\text{Tendencia rendimiento} (t \text{ ha}^{-1} \text{ década}^{-1}) = (\partial R / \partial \text{año}) * 10 \quad (\text{Ecuación 4.4})$$

4.2.5. Series climáticas sintéticas

Se realizaron simulaciones de cultivos de trigo y cebada a fin de poder explorar estrategias de manejo focalizadas en la fenología del cultivo (i.e. fecha de siembra y cultivar), factibles de utilizar en escenarios más cálidos para la región. El análisis se focalizó en las localidades de Paraná, Pehuajó y Tres Arroyos (transecta Norte-Sur a lo largo de la Región Pampeana). Para ello se utilizaron, además de las series climáticas históricas, series sintéticas más cálidas, las cuales fueron obtenidas a partir del generador climático desarrollado por Verdin et al. (*in press*). Este generador estocástico, validado en la Región Pampeana, permite generar series sintéticas con características estadísticas similares a las de los datos históricos (variabilidad inter-anual y multi-decadal) e incorporar covariables para condicionar las series de acuerdo a un escenario climático de interés. En este caso se generaron datos diarios de temperatura mínima y máxima durante una década (10 realizaciones para cada año), condicionada con una tendencia térmica del doble de la observada en el período 1961-2014. Si bien no se consideró ningún escenario de emisiones proyectado en particular, esta tendencia (condicionante del generador) arbitrariamente elegida pretende estar en línea con las proyecciones para el futuro cercano en la región (i.e. 2015-2039; Barros et al., 2015).

La Figura 4.4 describe las anomalías térmicas generadas en las series sintéticas. Dada la tendencia histórica (utilizada como condicionante del generador) y la variabilidad climática propia de cada localidad, el nivel de calentamiento obtenido fue mayor en Tres Arroyos y menor en Pehuajó. Salvo en esta última localidad, donde el calentamiento fue prácticamente simétrico (anomalía decadal de ca. 1.02 tanto en temperaturas mínimas como en máximas), la temperatura mínima promedio del trimestre septiembre-octubre-noviembre presentó mayores anomalías que la temperatura máxima en el mismo período. En Paraná, la anomalía decadal fue ca. 1.06 y 1.04 en temperatura mínima y máxima, respectivamente; mientras que en Tres Arroyos las anomalías fueron ca. 1.10 y 1.04 en temperatura mínima y máxima, respectivamente.

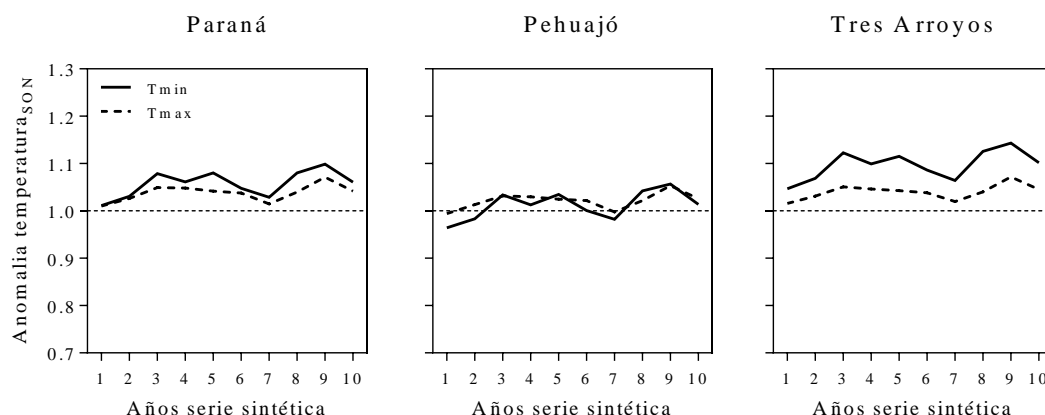


Figura 4.4. Anomalías de las temperaturas mínimas (T_{min} , líneas continuas) y máximas (T_{max} , líneas discontinuas) promedio para el trimestre septiembre-octubre-noviembre (SON) en las series climáticas sintéticas de 10 años obtenidas para las localidades de Paraná, Pehuajó y Tres Arroyos, utilizando el generador climático desarrollado por Verdin et al. (*in press*). La anomalía representa la relación entre la temperatura sintética y la temperatura de referencia (promedio 1961-2014 en este caso), indicada con línea punteada. Cada año sintético es el promedio de 10 realizaciones.

4.2.6. Simulación de fenología de cultivos de trigo y cebada con series climáticas históricas y sintéticas: modelos CRONOS©

Las simulaciones de cultivos de trigo y cebada utilizadas para explorar estrategias de modificaciones en la fecha de siembra y/o cultivar, factibles de utilizar en escenarios más cálidos para la región, fueron realizadas con los modelos Cronotriggo y Cronocebada de la serie CRONOS© (Miralles et al., 2014). Estos modelos han sido desarrollados y validados para predecir la fenología de una amplia variedad de cultivares comerciales disponibles en el mercado argentino, con errores menores al 4% (Alzueta et al., 2014). Los mismos se basan en algoritmos sencillos, utilizando principalmente en el modelo de tiempo térmico, requieren muy pocos datos de entrada (comparado con APSIM) y brindan un panorama más completo de la variabilidad fenológica actualmente existente en la Región Pampeana.

Se utilizaron los mismos cultivares que en las simulaciones previas, i.e. trigo ‘Baguette 601’ y cebada ‘Scarlett’, a los cuales se le sumaron materiales de mayor longitud de ciclo. Luego de evaluar los diferentes cultivares disponibles, se eligieron el trigo ‘Klein Gladiador’ y la cebada ‘Quilmes Carisma’. En el caso de trigo, se consideraron solo materiales de hábito primaveral (i.e. bajos o nulos requerimientos de vernalización) similares a los evaluados a campo (Capítulos 2 y 3). En las localidades de Paraná, Pehuajó y Tres Arroyos, se realizaron simulaciones de fenología con: (i) la serie climática histórica (período 1961-2014), y (ii) la serie climática sintética más cálida generada (10 años con 10 realizaciones cada uno). En forma análoga a lo realizado con la serie histórica, se simuló 10 fechas de siembra (cada 10 días desde el 1 de abril al 30 de junio) en cada año de las series sintéticas y se determinó la fecha de floración óptima, y por ende de siembra, para cada material y localidad. Los modelos Cronotriggo y Cronocebada permitieron simular, a partir de una determinada fecha de siembra, las fechas de DC11, DC65 y DC90. El período crítico se determinó en forma análoga a lo realizado con las simulaciones de APSIM (ver ítem 4.2.2.).

4.3. Resultados

4.3.1. Tendencias térmicas observadas en la Región Pampeana, impacto sobre el rendimiento y la fenología simulada de trigo y cebada

En la mayor parte de la Región Pampeana se observaron incrementos de las temperaturas primaverales durante el período 1961-2014, asociados mayormente a variaciones en las temperaturas mínimas (Figura 4.5). En 15 de las 16 localidades representativas de la región se observaron tendencias positivas de la temperatura media promedio en el trimestre septiembre-octubre-noviembre (desde 0.02 a 0.49 °C por década), 13 de las cuales fueron estadísticamente significativas (Figura 4.5a). A nivel regional, los cambios en la temperatura media estuvieron mejor explicados por variaciones en las temperaturas mínimas más que por variaciones en las máximas (Figura 4.5b, c). Si bien el rango regional de cambio en ambas temperaturas extremas fue similar en términos absolutos, en términos relativos la temperatura mínima se incrementó ca. 2% por década mientras que la temperatura máxima sólo se incrementó ca. 1% por década. No se observó asociación alguna entre las variaciones en las temperaturas mínimas y las variaciones en las temperaturas máximas ($p = 0.22$). En promedio, las tendencias observadas en la Región Pampeana para el trimestre fueron de 0.22, 0.24 y 0.20 °C por década en temperatura media, mínima y máxima, respectivamente. El centro-sur de la provincia de Buenos Aires, representado por Coronel Suárez y Tandil, se destaca por presentar cambios prácticamente nulos en la temperatura media (Figura 4.5a). De hecho, solo en estas dos localidades se observaron tendencias negativas en la temperatura mínima del trimestre, significativa en el caso de Coronel Suárez (-0.15 °C por década, $p = 0.04$). Laboulaye, la otra localidad donde la temperatura media no varió significativamente, presentó un comportamiento opuesto de las temperaturas extremas, ya que se incrementó la temperatura mínima y se redujo la máxima.

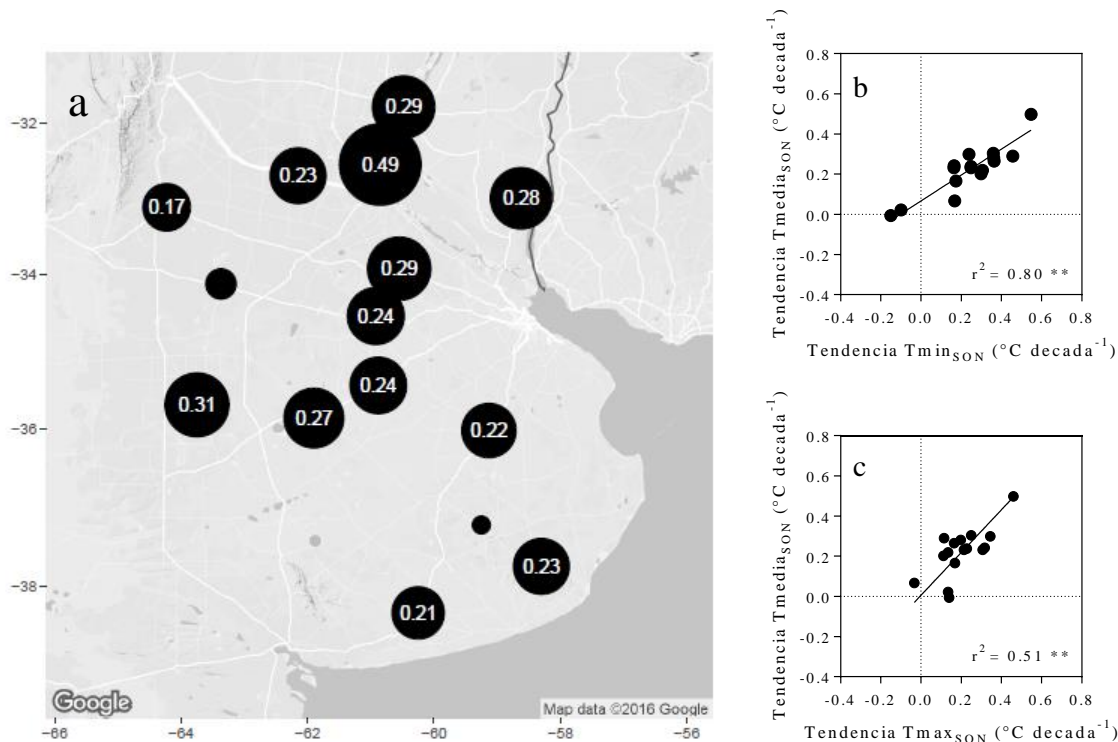


Figura 4.5. Tendencias observadas en las temperaturas del trimestre septiembre-octubre-noviembre (SON) durante el período 1961-2014 en la Región Pampeana. (a) Tendencias en la temperatura media ($T_{media_{SON}}$). El tamaño del círculo indica la magnitud del cambio ($^{\circ}\text{C década}^{-1}$) y el color el sentido (negro: aumento, gris: disminución), se detallan solo los valores estadísticamente significativos ($p < 0.05$). El eje y indica la latitud y el eje x la longitud. Relación entre tendencias en la $T_{media_{SON}}$ y tendencias en (b) la temperatura mínima ($T_{min_{SON}}$) o en (c) la temperatura máxima ($T_{max_{SON}}$). Se indica el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad significativa (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$) correspondiente.

Los principales resultados de las simulaciones de trigo y cebada realizadas con APSIM en las diferentes localidades de la Región Pampeana (promedio de 54 años) se describen en el cuadro 4.3. Los rendimientos potenciales (i.e. sin limitaciones hídrico-nutricionales o bióticas) simulados tendieron a ser mayores en trigo respecto de cebada (7.6 vs. 7.3 t por ha, en promedio para toda la región), con una variabilidad regional de ca. 40% de la media en ambos casos. El ajuste de la fecha de siembra en base a la ventana de bajo riesgo de heladas y golpes de calor para la floración del cultivo (Figura 4.3 y Cuadro 4.2), ubicó los períodos críticos en condiciones similares de temperatura entre diferentes localidades, con temperaturas medias promedio en el rango de entre 14.8 y 16.2 $^{\circ}\text{C}$ en trigo y entre 14 y 15.6 $^{\circ}\text{C}$ en cebada. En promedio para ambos cultivos, la variabilidad regional en la duración del período crítico simulado y de las temperaturas mínimas y máximas promedio observadas durante esta etapa fue de ca. 15%, 17% y 11% de la media, respectivamente. La variable climática que más variación regional presentó fue la radiación solar incidente diaria promedio en el período crítico (ca. 44% de la media), aumentando de norte a sur.

Cuadro 4.3. Rendimiento potencial y duración del período crítico promedio en cultivos de trigo y cebada simulados con APSIM en un suelo representativo y fecha de siembra óptima (detallado en el Cuadro 4.2), y temperatura mínima promedio (Tmin), temperatura máxima promedio (Tmax) y radiación solar incidente promedio (RS) del período crítico para el período 1961-2014 en cada una de las localidades representativas de la Región Pampeana (ordenadas de norte a sur). Se indica la media y el error estándar en cada caso. La línea discontinua separa la región en norte y sur (detallado en la sección 4.2.2). El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.

Localidad	Trigo					Cebada				
	Rendimiento (t ha ⁻¹)	Período crítico				Rendimiento (t ha ⁻¹)	Período crítico			
		Duración (d)	Tmin (°C)	Tmax (°C)	RS (MJ m ⁻² d ⁻¹)		Duración (d)	Tmin (°C)	Tmax (°C)	RS (MJ m ⁻² d ⁻¹)
Paraná	6.3 ± 0.1	37 ± 1	9.3 ± 0.2	21.1 ± 0.2	15.7 ± 0.2	6.0 ± 0.1	37 ± 1	9.2 ± 0.2	20.9 ± 0.1	15.6 ± 0.2
Oliveros	7.3 ± 0.1	34 ± 1	9.8 ± 0.2	22.0 ± 0.2	16.8 ± 0.2	7.0 ± 0.1	36 ± 1	9.3 ± 0.2	21.6 ± 0.2	16.3 ± 0.2
Marcos Juárez	7.3 ± 0.1	34 ± 1	8.9 ± 0.2	23.0 ± 0.2	17.3 ± 0.3	7.1 ± 0.1	35 ± 1	8.5 ± 0.2	22.7 ± 0.2	16.8 ± 0.2
Gualectuaychú	6.1 ± 0.1	36 ± 1	9.6 ± 0.2	21.3 ± 0.1	14.8 ± 0.3	6.2 ± 0.1	38 ± 1	8.9 ± 0.2	20.7 ± 0.1	14.1 ± 0.2
Río Cuarto	7.5 ± 0.1	38 ± 1	8.4 ± 0.2	21.2 ± 0.2	15.7 ± 0.2	7.4 ± 0.1	40 ± 1	8.0 ± 0.1	20.8 ± 0.2	15.3 ± 0.2
Pergamino	8.3 ± 0.2	37 ± 1	8.6 ± 0.2	21.5 ± 0.2	17.9 ± 0.3	8.1 ± 0.2	39 ± 1	8.3 ± 0.2	21.1 ± 0.2	17.5 ± 0.3
Laboulaye	7.9 ± 0.1	36 ± 1	8.2 ± 0.2	22.6 ± 0.2	18.0 ± 0.2	7.7 ± 0.1	37 ± 1	7.8 ± 0.2	22.2 ± 0.2	17.4 ± 0.2
Junín	7.9 ± 0.1	36 ± 1	9.0 ± 0.2	21.7 ± 0.2	18.0 ± 0.3	7.3 ± 0.1	38 ± 1	8.4 ± 0.2	21.1 ± 0.2	17.3 ± 0.2
Nueve de Julio	8.0 ± 0.1	37 ± 1	9.1 ± 0.2	21.4 ± 0.2	18.2 ± 0.3	7.2 ± 0.1	38 ± 1	8.6 ± 0.2	20.8 ± 0.1	17.5 ± 0.2
General Pico	6.3 ± 0.2	33 ± 1	9.5 ± 0.1	22.9 ± 0.2	16.3 ± 0.3	5.7 ± 0.2	36 ± 1	8.6 ± 0.1	22.2 ± 0.2	15.2 ± 0.3
Pehuajó	8.0 ± 0.1	35 ± 1	9.6 ± 0.2	22.0 ± 0.2	19.4 ± 0.2	7.7 ± 0.1	37 ± 1	8.9 ± 0.2	21.3 ± 0.2	18.5 ± 0.2
Las Flores	7.9 ± 0.1	34 ± 1	9.6 ± 0.2	22.3 ± 0.2	20.4 ± 0.2	7.7 ± 0.1	37 ± 1	8.9 ± 0.2	21.5 ± 0.2	19.2 ± 0.3
Tandil	7.7 ± 0.1	37 ± 1	8.6 ± 0.2	21.6 ± 0.2	21.3 ± 0.2	7.2 ± 0.1	40 ± 1	8.1 ± 0.1	20.8 ± 0.2	20.3 ± 0.2
Coronel Suárez	9.2 ± 0.1	34 ± 1	8.9 ± 0.2	22.9 ± 0.2	23.0 ± 0.3	8.6 ± 0.1	39 ± 1	7.9 ± 0.1	21.4 ± 0.2	21.5 ± 0.2
Balcarce	7.9 ± 0.2	38 ± 1	8.7 ± 0.1	20.9 ± 0.2	21.1 ± 0.3	7.3 ± 0.1	41 ± 1	8.1 ± 0.1	19.9 ± 0.1	19.8 ± 0.3
Tres Arroyos	8.0 ± 0.1	36 ± 1	9.0 ± 0.1	21.6 ± 0.2	20.4 ± 0.2	7.9 ± 0.1	40 ± 1	8.3 ± 0.1	20.5 ± 0.2	19.0 ± 0.2

El rendimiento potencial simulado, tanto de trigo como de cebada, tendió a reducirse durante el período 1961-2014 en la mayoría de las localidades de la Región Pampeana (Figura 4.6). En promedio, las mayores reducciones de rendimiento ocurrieron en localidades ubicadas al sur de la región (ca. 250 y 200 kg por hectárea por década en trigo y cebada, respectivamente), las cuales tuvieron una mayor potencialidad (Cuadro 4.3). En Laboulaye y Nueve de Julio, localidades ubicadas al norte de la región, el rendimiento de trigo y cebada tendió incluso a aumentar durante los 54 años analizados. En línea con los incrementos observados en las temperaturas primaverales (Figura 4.5), las diferentes etapas fenológicas simuladas en ambos cultivos tendieron a acortarse en la mayoría de las localidades de la Región Pampeana durante las últimas 5 décadas (Figura 4.6). En promedio, el ciclo de trigo y cebada se redujo ca. 1 día por década, destacándose como extremos las localidades de Oliveros (reducciones del ciclo de trigo y cebada de más de 2 días por década) y Laboulaye (única localidad donde el ciclo de los cultivos no se redujo). El acortamiento del ciclo del cultivo estuvo fuertemente asociado a la reducción del tiempo a floración ($r > 0.9$, $p < 0.01$ en ambos cultivos). Entre las diferentes etapas en las que se dividió el ciclo de los cultivos, el período crítico simulado fue la etapa que más se redujo durante el período 1961-2014 (Figura 4.6). En promedio para toda la Región Pampeana y ambos cultivos, las etapas emergencia-macollaje, período crítico y llenado efectivo de granos simuladas se redujeron ca. 0.1, 0.6 y 0.2 días por década. De hecho, la duración de la primera etapa se incrementó en algunas localidades ubicadas al norte de la región.

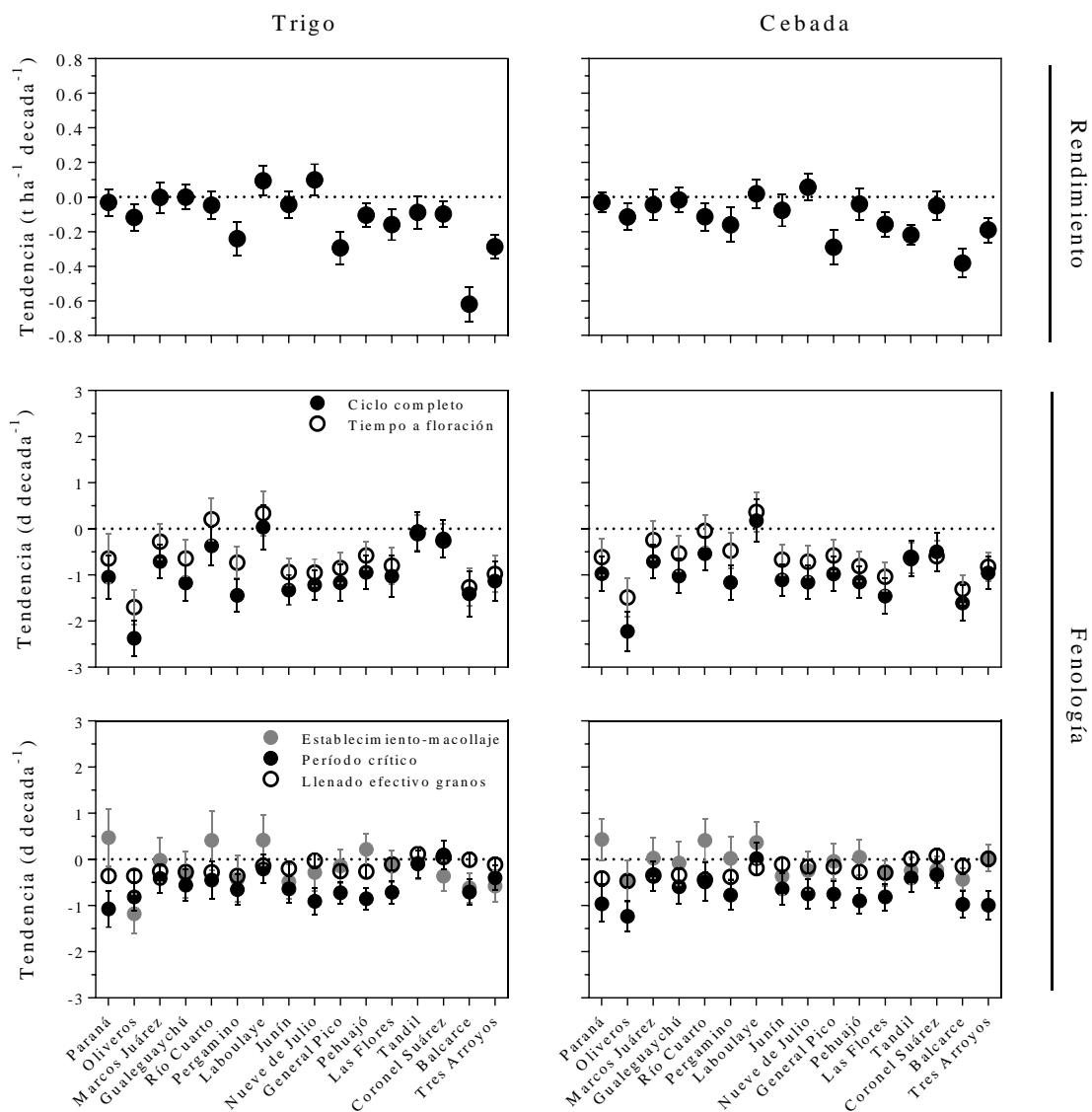


Figura 4.6. Tendencias del rendimiento potencial (panel superior) y la fenología (panel medio e inferior) de cultivos de trigo (panel izquierdo) o cebada (panel derecho) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en cada localidad representativa de la Región Pampeana (ordenadas de norte -izquierda- a sur -derecha-). Se indica la media y el error estándar en cada caso. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente. Considerando esta etapa el ciclo completo del cultivo se dividió en (panel inferior): (i) establecimiento y macollaje, desde DC11 a inicio del período crítico, (ii) período crítico, y (iii) llenado efectivo de granos, desde fin de período crítico hasta DC90.

Los patrones observados en el trimestre septiembre-octubre-noviembre se repiten e intensifican cuando el análisis es fenológico-climático, tanto para trigo como para cebada (Figura 4.7). Los cambios en temperatura media promedio, tanto durante el ciclo completo como durante el período crítico de los cultivos simulados, fueron mejor explicados por las variaciones observadas en temperatura mínima que por variaciones en la temperatura máxima. Los rangos regionales de cambio fueron mayores para las temperaturas mínimas que para las máximas, y no se observaron asociaciones entre las variaciones en estas temperaturas tanto durante el período crítico ($p = 0.54$ en trigo y $p = 0.07$ en cebada) como durante el ciclo completo ($p = 0.22$ en trigo y $p = 0.18$ en cebada) de los cultivos. Los cambios ocurridos en temperatura mínima promedio durante el período crítico se asociaron positivamente con los cambios ocurridos tanto en la etapa de establecimiento y macollaje ($r = 0.80$, $p < 0.01$ tanto en trigo como en cebada) como durante el llenado efectivo de granos ($r = 0.85$, $p < 0.01$ en trigo y $r = 0.78$, $p < 0.01$ en cebada). Estas tendencias se asociaron con los cambios observados en la etapa DC11-DC65 ($r = 0.89$, $p < 0.01$ en trigo y $r = 0.90$, $p < 0.01$ en cebada) y en todo el ciclo del cultivo ($r = 0.93$, $p < 0.01$ en trigo y $r = 0.96$, $p < 0.01$ en cebada). Resultados similares se obtuvieron con la temperatura media promedio, excepto en la relación entre los cambios observados en el período crítico y aquellos registrados en el llenado efectivo de granos, donde la correlación fue más débil en trigo ($r = 0.52$, $p = 0.04$) y no significativa en cebada ($p = 0.25$).

La temperatura mínima promedio observada durante el período crítico simulado, tanto de trigo como de cebada, tendió a aumentar en la mayor parte de la Región Pampeana (Figura 4.8). Estas tendencias fueron estadísticamente significativas en 6 y 7 localidades, en los casos de trigo y cebada, respectivamente. Los cambios observados en el centro-sur de la provincia de Buenos Aires fueron nuevamente opuestos al resto de la región, con tendencias negativas en la temperatura mínima durante el período crítico (tendencia significativa en el caso de trigo en Coronel Suárez). En promedio, la temperatura mínima del período crítico tendió a aumentar 0.14 y 0.16 °C por década en trigo y cebada, respectivamente, durante 1961-2014.

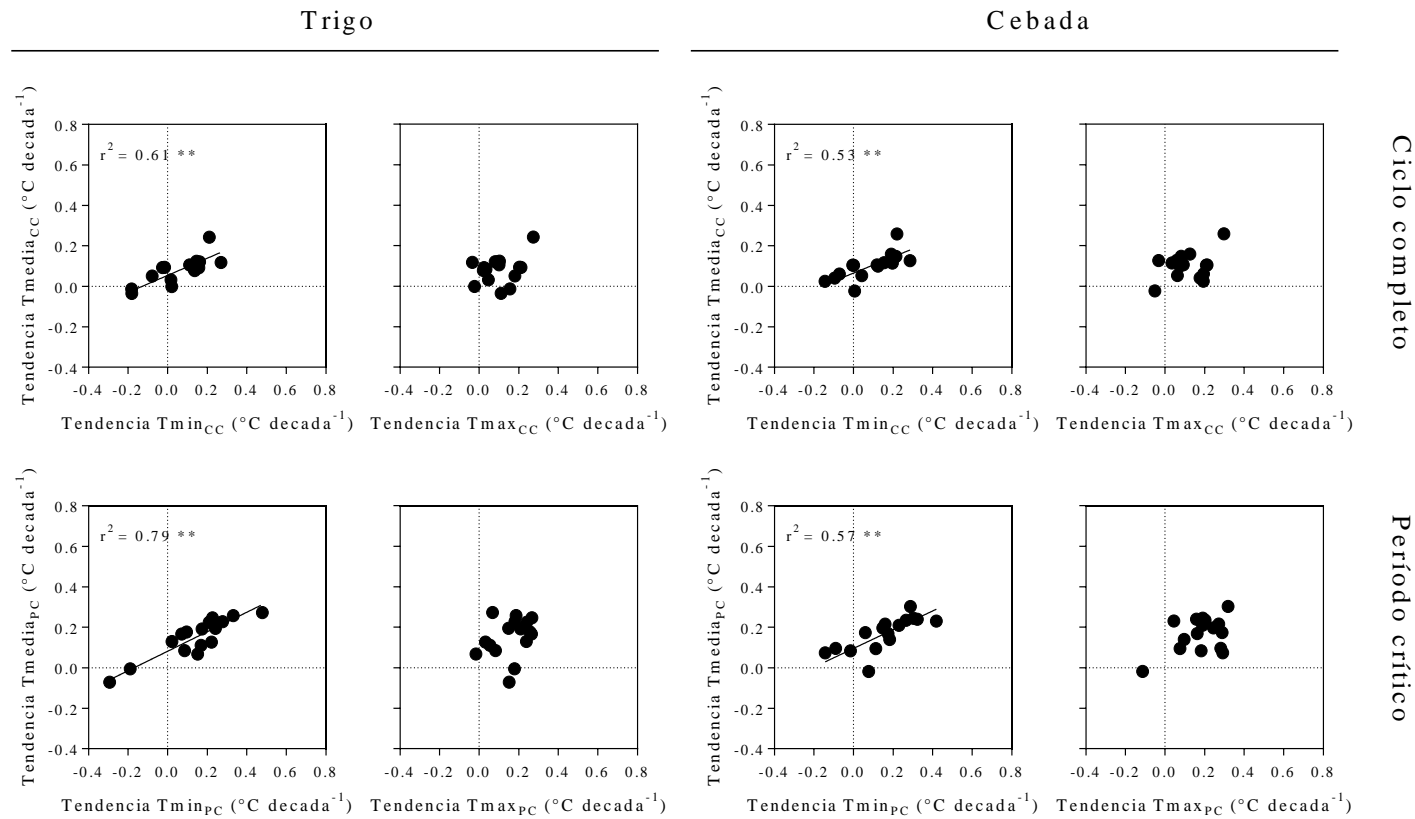


Figura 4.7. Relación entre tendencias observadas en la temperatura media (Tmedia) y tendencias observadas en la temperatura mínima (Tmin) o en la temperatura máxima (Tmax) promedio del ciclo completo (CC, panel superior) o del período crítico (PC, panel inferior) en cultivos de trigo (panel izquierdo) o cebada (panel derecho) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. Se indica el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad significativa (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$) correspondiente. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.

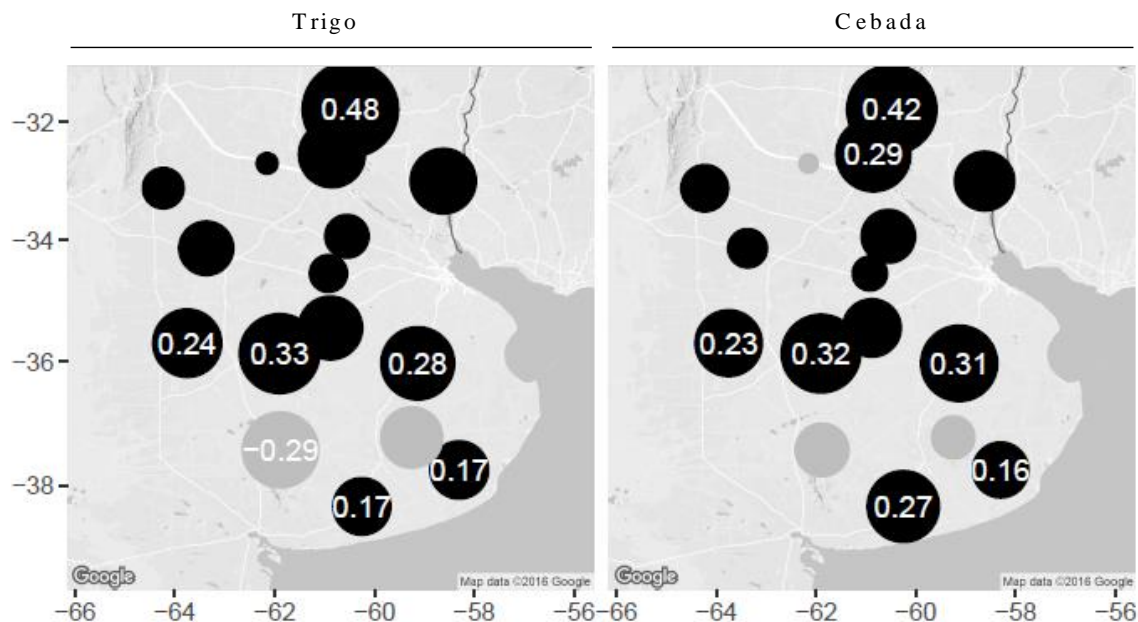


Figura 4.8. Tendencias observadas en la temperatura mínima promedio del período crítico en cultivos de trigo (izquierda) o cebada (derecha) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. El tamaño del círculo indica la magnitud del cambio ($^{\circ}\text{C}$ década⁻¹) y el color el sentido (negro: aumento, gris: disminución), se detallan solo los valores estadísticamente significativos ($p < 0.05$). El eje y indica la latitud y el eje x la longitud. El período crítico comprende el tiempo entre 300 $^{\circ}\text{Cd}$ y 100 $^{\circ}\text{Cd}$ (temperatura base: 4.5 $^{\circ}\text{C}$) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.

4.3.2. Respuesta del rendimiento y la duración del período crítico a variaciones en la temperatura mínima durante la etapa

Las mayores temperaturas mínimas observadas durante el período crítico redujeron el rendimiento simulado de trigo y cebada en toda la Región Pampeana (Figura 4.9). La respuesta promedio del rendimiento de trigo en toda la región fue de ca. -4% por $^{\circ}\text{C}$ de incremento en la temperatura mínima, con un rango de entre -1% (no significativo) y -7% por $^{\circ}\text{C}$. En términos absolutos, estas repuestas representan reducciones del rendimiento de entre 80 y 560 kg por ha por $^{\circ}\text{C}$ de incremento térmico, promediando ca. 290 kg por ha por $^{\circ}\text{C}$ en toda la región. El rendimiento de cebada tendió a ser más sensible al calentamiento, ca. -5% por $^{\circ}\text{C}$, con una variación regional de entre -2% (no significativo) y -9% por $^{\circ}\text{C}$. El rendimiento de este último cereal se redujo ca. 340 kg por ha por $^{\circ}\text{C}$ en toda la región, con un rango de entre 140 y 630 kg por ha por $^{\circ}\text{C}$.

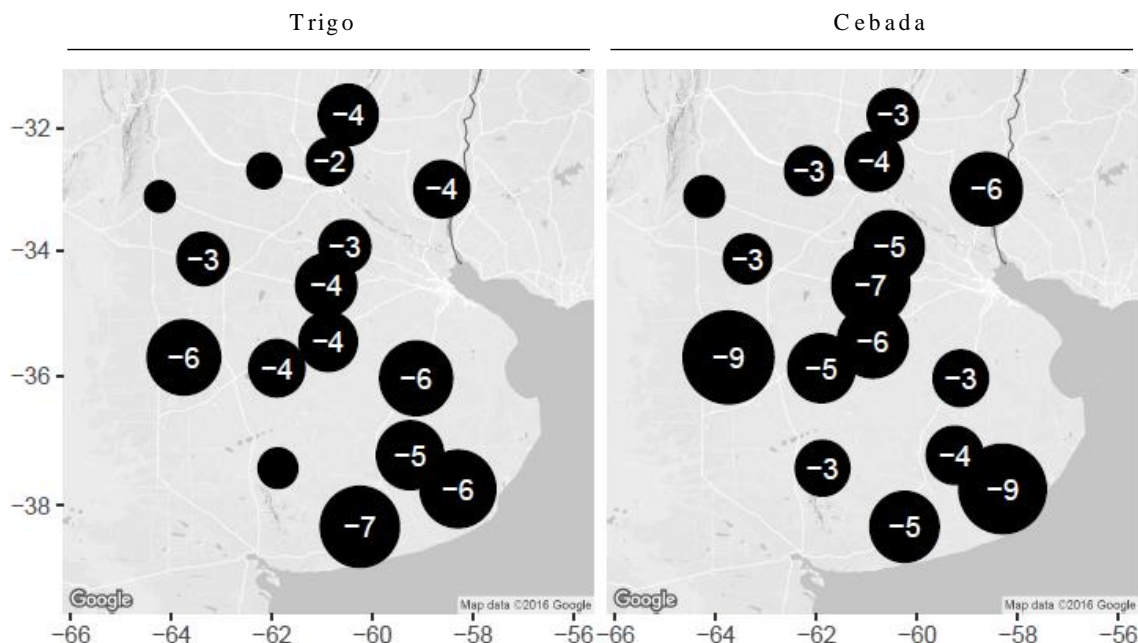


Figura 4.9. Cambios relativos del rendimiento potencial en respuesta a variaciones en la temperatura mínima promedio observadas durante el período crítico, en cultivos de trigo (izquierda) o cebada (derecha) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. El tamaño del círculo indica la magnitud de la respuesta (% °C⁻¹), se detallan solo los valores estadísticamente significativos ($p < 0.05$). El eje y indica la latitud y el eje x la longitud. A fin de obtener resultados comparables entre las localidades, cada rendimiento simulado se relativizó al promedio de la localidad en toda la serie climática. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.

Mayores temperaturas nocturnas acortaron la duración del período crítico simulado, tanto de trigo como de cebada, en toda la Región Pampeana (Figura 4.10). La respuesta fue similar entre cultivos. En promedio para toda la región, la respuesta de la duración del período crítico a incrementos de la temperatura mínima fue de ca. -6% por °C, con un rango de entre -4% y -8% por °C. En línea con la reducida variabilidad regional en valores promedio de duración y temperaturas durante la etapa (Cuadro 4.3), la sensibilidad a mayores temperaturas mínimas de la duración del período crítico vario menos entre localidades respecto a lo observado en rendimiento. En términos absolutos, el acortamiento del periodo crítico tendió a ser mayor en cebada respecto de trigo, ca. 4 y 3 días por °C, respectivamente.

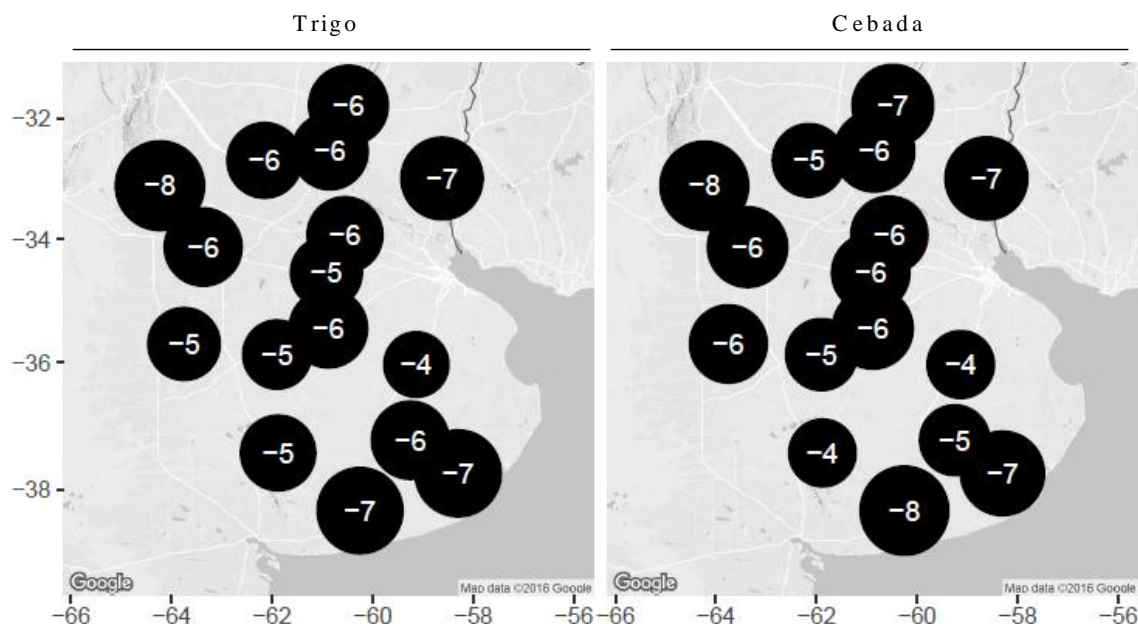


Figura 4.10. Cambios relativos de la duración del período crítico en respuesta a variaciones en la temperatura mínima promedio observada durante dicha etapa, en cultivos de trigo (izquierda) o cebada (derecha) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. El tamaño del círculo indica la magnitud de la respuesta ($\% \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$), todos los valores son estadísticamente significativos ($p < 0.01$). El eje y indica la latitud y el eje x la longitud. A fin de obtener resultados comparables entre las localidades, cada duración del período crítico simulado se relativizó al promedio de la localidad en toda la serie climática. El período crítico comprende el tiempo entre 300 $^\circ\text{Cd}$ y 100 $^\circ\text{Cd}$ (temperatura base: 4.5 $^\circ\text{C}$) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.

La variabilidad observada a nivel regional en la respuesta del rendimiento simulado al incremento de la temperatura mínima promedio observada durante el período crítico estuvo principalmente explicada por diferencias en la respuesta de la radiación solar incidente acumulada durante la etapa (Figura 4.11). Tanto en trigo como cebada, la respuesta de la radiación solar acumulada a la temperatura mínima tuvo un rango de variación similar al rendimiento, pero con una mayor sensibilidad. En la Región Pampeana, en promedio, la radiación solar incidente acumulada durante el período crítico cayó ca. 8% y 9% por $^\circ\text{C}$ de incremento en la temperatura mínima durante dicha etapa en trigo y cebada, respectivamente. Las diferencias en radiación solar incidente promedio durante el período crítico observada entre localidades (Cuadro 4.3) explican en gran medida este comportamiento. Localidades con similar sensibilidad de la duración del período crítico a la temperatura mínima, mostraron importantes diferencias en la sensibilidad del rendimiento (inset Figura 4.11). De hecho, la variabilidad regional en respuesta del rendimiento a la temperatura mínima se puede explicar también en parte por las diferencias en la respuesta de la radiación solar incidente promedio de la etapa a la temperatura mínima ($r^2 = 0.57$, $p < 0.01$ en trigo y $r^2 = 0.64$, $p < 0.01$ en cebada).

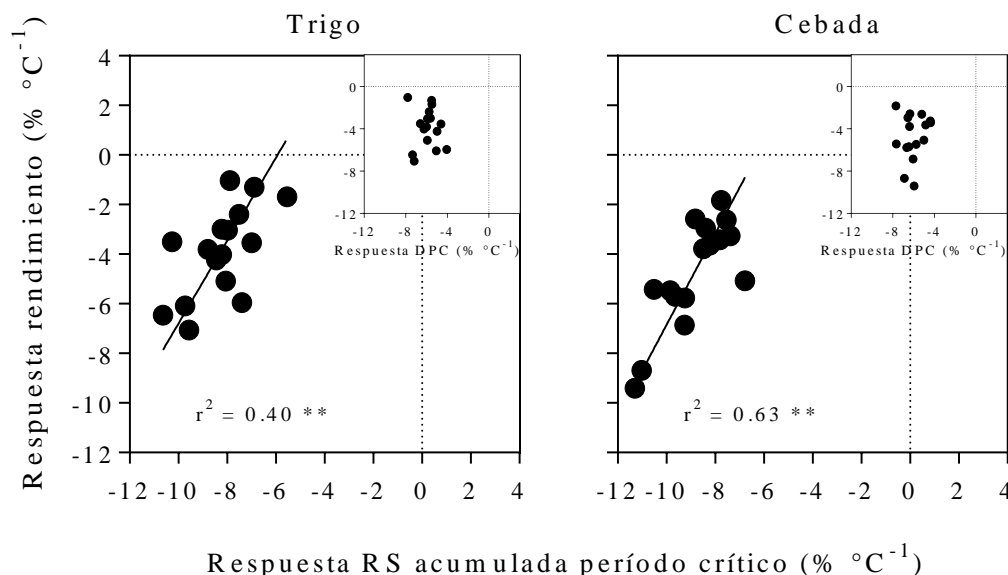


Figura 4.11. Relación entre los cambios relativos en respuesta a variaciones de la temperatura mínima promedio observada durante el período crítico, tanto del rendimiento como de la radiación solar incidente (RS) acumulada durante el período crítico, en los cultivos de trigo (izquierda) o cebada (derecha) simulados con APSIM (más detalles en Cuadro 4.2) para el período 1961-2014 en la Región Pampeana. Se incluye además (inset) la relación entre las respuestas del rendimiento y de la duración del período crítico (DPC). Se indica el coeficiente de regresión lineal (modelo tipo II) y la probabilidad significativa (**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$) correspondiente. El período crítico comprende el tiempo entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente.

4.3.3. Cambios en la fecha de siembra y cultivar en escenarios más cálidos

A fin de poder explorar estrategias de manejo focalizadas en la estructura del cultivo, factibles de utilizar en escenarios más cálidos para la Región Pampeana, se realizaron simulaciones de cultivos de trigo y cebada con modelos de la serie CRONOS®. El ejercicio de simulación se realizó en las localidades de Paraná, Pehuajó y Tres Arroyos, utilizando en cada caso la serie climática histórica del período 1961-2014 y una serie sintética de 10 años obtenida a partir del generador climático desarrollado por Verdin et al. (*in press*).

En la Figura 4.12 se ejemplifica la estrategia de modificar la fecha de siembra en escenarios más cálidos, con el objetivo de: (i) mantener la duración en días calendarios del período crítico para no disminuir la captura de recursos, (ii) ubicando la floración del cultivo en una “ventana de bajo riesgo” de heladas y golpes de calor. En líneas generales, si se mantiene la fecha de siembra ajustada con la serie climática histórica en escenarios más cálidos, los cultivares de trigo y cebada tienen una menor duración de las diferentes etapas ontogénicas, finalizando su ciclo en forma más temprana debido al acortamiento del mismo. En este contexto, el adelanto de la fecha de siembra resultó ser una estrategia viable, siempre y cuando se adelante la ventana óptima de floración (i.e. adelanto de la fecha media de última helada). Esto ocurrió en Pehuajó y Tres Arroyos, donde fue necesario adelantar la fecha de

siembra de los cultivos en el escenario más cálido, debido a que las fechas óptimas de floración se adelantaron 6 y 14 días, respectivamente. Para ajustarse a este escenario, fue necesario adelantar las fechas de siembra de trigo 22 y 42 días y las de cebada 32 y 52 días, en Pehuajó y Tres Arroyos respectivamente. El adelanto de la fecha de siembra permitió mantener, e incluso incrementar, la duración del período crítico. En Tres Arroyos, por ejemplo, la duración del período crítico de trigo se redujo de 34 ± 1 días a 31 ± 1 días si se mantiene la fecha de siembra ajustada en la serie climática histórica en la serie sintética; mientras que con el nuevo ajuste de fecha de siembra la duración del período crítico fue de 39 ± 1 días. En Paraná, en cambio, la fecha del umbral tolerado para heladas (i.e. 20% de probabilidad) prácticamente no se modificó y la del umbral tolerado para golpe de calor (i.e. 30% de probabilidad) ocurrió más tarde en la serie climática sintética respecto de la histórica, no siendo entonces necesario adelantar la floración del cultivo. En esta localidad, las fechas de siembra ajustadas, tanto para trigo como para cebada, son similares en las series climáticas histórica y sintética. De hecho, la duración del período crítico fue similar en ambos escenarios (ca. 36 ± 1 días, tanto en trigo como en cebada).

El cambio de cultivar puede complementar la modificación de fecha de siembra como medida de manejo en escenarios más cálidos. En la Figura 4.13 se ejemplifica esta estrategia. En general, cultivares de mayor duración de ciclo permiten adelantar la fecha de siembra, logrando un mayor tiempo a floración (fecha ajustada a la ventana de “bajo riesgo”) y, consecuentemente, una mayor captura de radiación. A mayor latitud, la diferencia en fechas de siembras ajustadas tiende a incrementarse, tanto para los cultivares elegidos de trigo (‘Baguette 601’ y ‘K. Gladiador’) como para los de cebada (‘Scarlett’ y ‘Q. Carisma’). En Pehuajó, por ejemplo, la fecha de siembra ajustada en la serie climática sintética para el cultivar de trigo ‘K. Gladiador’ fue aproximadamente un mes más temprana respecto de la fecha ajustada para el cultivar ‘Baguette 601’; mientras que el caso de cebada la diferencia en fecha de siembra ajustada fue de 10 días. La variabilidad fenológica actual en el mercado Argentino es claramente superior en trigo respecto de cebada.

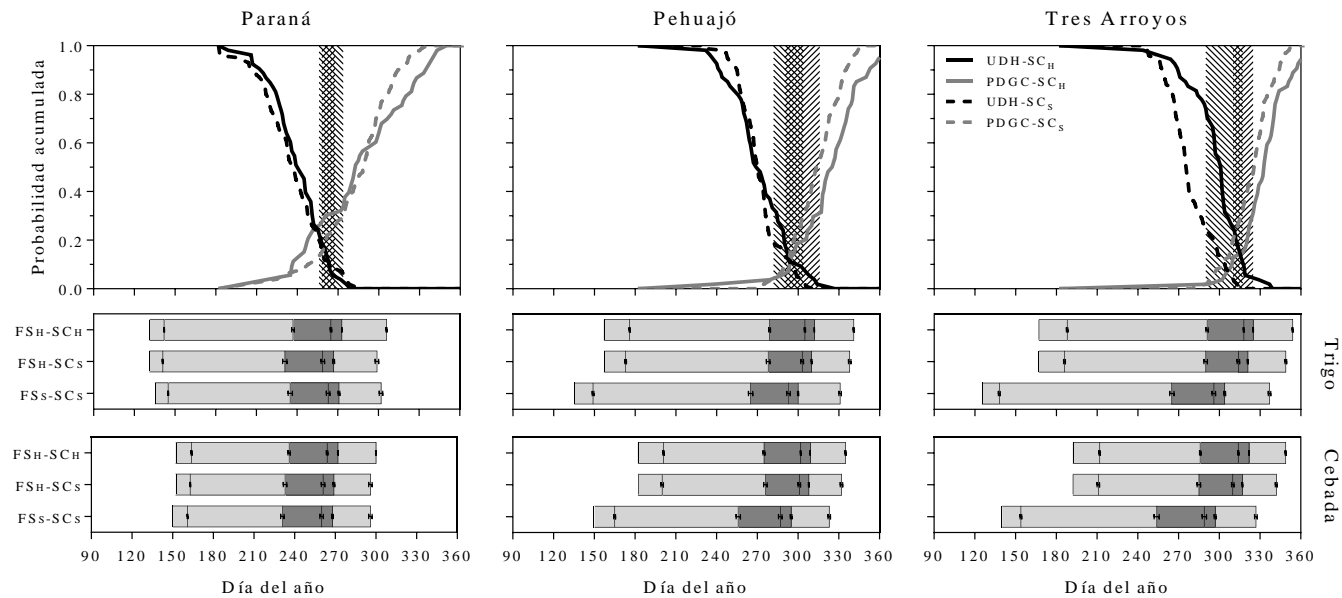


Figura 4.12. Cambios en la fecha de siembra como estrategias de adaptación a escenarios de mayores temperaturas nocturnas en Paraná (panel izquierdo), Pehuajó (panel central) y Tres Arroyos (panel derecho). Ventana óptima de floración de los cultivos (panel superior). Las líneas indican la probabilidad acumulada de la fecha de último día de helada (UDH, líneas negras, temperatura mínima menor o igual a 2 °C) y de primer día de golpe de calor (PDGC, líneas grises, temperatura máxima mayor o igual a 32 °C), en la serie climática histórica (SC_H , líneas continuas, período 1961-2014) y en la serie climática sintética (SC_S , líneas discontinuas). Las líneas oblicuas orientadas según la serie climática (descendentes a izquierda para la SC_H y descendentes a derecha para la SC_S) indican la “ventana de bajo riesgo” para floración, delimitada entre el percentil 80 (75 en el caso de Tres Arroyos) de FUH y el percentil 30 de PDGC. Ciclo ontogénico de trigo (‘Baguette 601’, panel intermedio) y cebada (‘Scarlett’, panel inferior) en diferentes escenarios térmicos. Las barras horizontales indican la duración media, con su correspondiente error estándar, de las etapas (ordenadas de izquierda a derecha) delimitadas entre siembra, emergencia (DC11; Zadoks et al., 1974), inicio del período crítico, antesis (DC65), fin del período crítico y madurez fisiológica (DC90), simuladas con CRONOS® utilizando diferentes combinaciones: (i) fecha de siembra ajustada para la SC_H (FS_H) y SC_H (FS_H-SC_H), (ii) FS_H y SC_S (FS_H-SC_S), y (iii) de siembra ajustada para la SC_S (FS_S) y SC_S (FS_S-SC_S). La duración del período crítico, tiempo comprendido entre 300 °Cd y 100 °Cd (temperatura base: 4.5 °C) pre y post antesis (DC65; Zadoks et al., 1974), respectivamente, se destaca en gris oscuro. Tanto las probabilidades de temperaturas extremas (panel superior) como la fenología de los cultivos (panel inferior) se grafican en función de los días calendarios del año. La serie climática sintética fue obtenida con el generador climático desarrollado por Verdin et al. (*in press*).

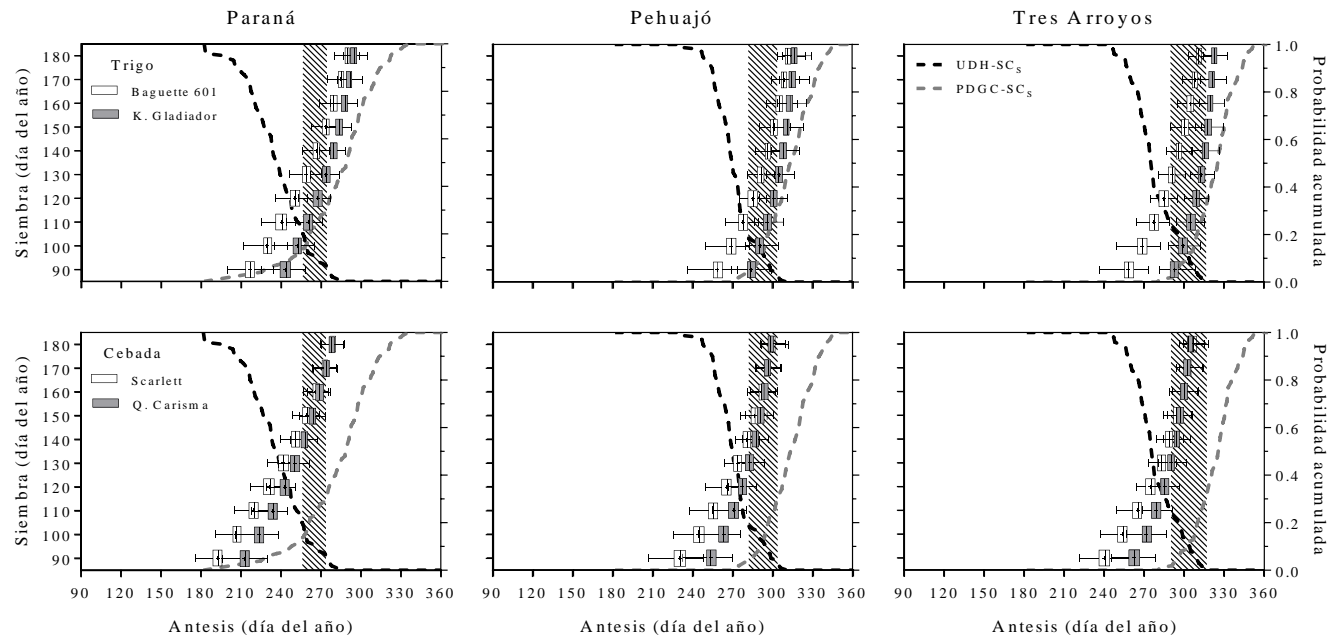


Figura 4.13. Elección del cultivar de acuerdo a la fecha de siembra como estrategias de adaptación a escenarios de mayores temperaturas nocturnas en Paraná (panel izquierdo), Pehuajó (panel central) y Tres Arroyos (panel derecho). Impacto de la fecha de siembra de los cultivares de trigo (‘Baguette 601’ y ‘K. Gladiador’) y cebada (‘Scarlett’ y ‘Q. Carisma’) sobre la fecha de antesis (DC65; Zadoks et al., 1974) simulada con CRONOS®, comparado con la ocurrencia de eventos térmicos extremos. Las cajas y bigotes muestran la variación en fecha de DC65 (eje x) para las diferentes fechas de siembra simuladas con la serie climática sintética (SC_s) (eje y, cada 10 días desde el 1 de abril al 30 de junio), para cada cultivar. Las líneas discontinuas indican la probabilidad acumulada de la fecha de último día de helada (UDH, línea negra, temperatura mínima menor o igual a 2 °C) y de primer día de golpe de calor (PDGC, línea gris, temperatura máxima mayor o igual a 32 °C) en la SC_s . Se indica mediante líneas oblicuas la “ventana de bajo riesgo” para la floración de los cultivos, delimitada entre el percentil 80 (75 en el caso de Tres Arroyos) de UDH y el percentil 30 de PDGC. La serie climática sintética fue obtenida con el generador climático desarrollado por Verdin et al. (*in press*).

4.4. Discusión

4.4.1. Incremento de la temperatura nocturna durante etapas fenológicas relevantes para trigo y cebada en la Región Pampeana

En las últimas décadas, los cultivos de trigo y cebada han estado expuestos a mayores temperaturas nocturnas en gran parte de la Región Pampeana. En línea con trabajos previos, las temperaturas del trimestre septiembre-octubre-noviembre durante el período 1961-2014 aumentaron en casi toda la región, debido principalmente a mayores temperaturas mínimas (Sadras y Monzon, 2006; Magrin et al., 2009; Rusticucci, 2012; Fernández-Long et al., 2013; Barros et al., 2015). Los cambios en la temperatura mínima fueron, en promedio, mayores a los registrados en temperaturas máximas, tanto en términos relativos (ca. 2% vs 1% por década) como absolutos (0.24 vs 0.20 °C por década). La Tercera Comunicación Nacional sobre Cambio Climático indicó recientemente un aumento de la temperatura media anual de ca. 0.1 °C por década durante el período 1960-2010, observándose los mayores aumentos en la primavera (Barros et al., 2015). El presente trabajo, focalizado principalmente en esta estación del año, mostró un incremento de la temperatura media de ca. 0.22 °C por década. Se observó variabilidad regional en esta tendencia, desde cambios prácticamente nulos hasta incrementos de ca. 0.5 °C por década en la temperatura media. Los mayores cambios estuvieron localizados en el norte de la región, ocurriendo lo contrario en el centro-sur de la provincia de Buenos Aires, donde incluso la temperatura mínima promedio tuvo tasas de cambio negativas. Otros trabajos, donde se evaluaron cambios regionales en diferentes índices agro-climáticos (Fernández-Long et al., 2013) o particularmente en heladas (Fernández-Long et al., 2005) también encontraron al centro-sur bonaerense como una zona de poco o nulo cambio de la temperatura, incluso con disminuciones de las temperaturas mínimas. Como se indicó en el capítulo 1, el calentamiento asimétrico observado en la Región Pampeana ha sido reportado también en otras importantes regiones productoras de cereales de invierno como el cinturón triguero australiano (Alexander et al., 2007), el cinturón triguero norteamericano (Vincent y Mekis, 2006) o el centro-sur de Asia (Klein Tank et al., 2006).

Teniendo en cuenta la relevancia de la fenología en la adaptación de los cultivos (Slafer y Whitechurch, 2001; Sadras y Monzon, 2006), y a fin de tener una mejor caracterización de los escenarios térmicos a los que están y han estado expuestos los cereales de invierno en la Región Pampeana, en el presente capítulo se realizó un análisis fenológico-climático basado en modelos de simulación de cultivos. Las condiciones de crecimiento de los cultivos durante el período crítico tienen un marcado impacto en la determinación del rendimiento en cultivos de grano como trigo y cebada (Fischer, 1985; Calderini et al., 1999a; Bingham et al., 2007b; Arisnabarreta y Miralles, 2008; Fischer, 2008). El análisis realizado mostró un claro calentamiento asimétrico durante esta etapa ontogénica de los cultivos simulados en la mayor parte de la Región Pampeana. Los cambios observados en la temperatura media estuvieron positivamente asociados a incrementos de la temperatura mínima. Como se mencionó en el capítulo 2, los estudios que analizan anomalías en diferentes etapas ontogénicas y su correlación son escasos. En el presente trabajo, las tendencias observadas en temperatura mínima promedio durante el período crítico se asociaron positivamente con las tendencias observadas tanto en la etapa de establecimiento y macollaje del cultivo como durante el llenado efectivo de granos. Igualmente es posible

esperar que el calentamiento durante pre-antesis exponga la etapa post-antesis a condiciones relativamente más frescas, neutralizando en parte el impacto de mayores temperaturas. Sadras y Monzon (2006) determinaron reducciones del ciclo de trigo de hasta ca. 3 días por década, tanto en la Región Pampeana como en el cinturón triguero australiano, explicado principalmente por el acortamiento del tiempo a floración. Nuestros resultados fueron similares con acortamientos del ciclo, tanto de trigo como de cebada, de hasta ca. 2.5 días por década, con un promedio regional de ca. 1 días por década, asociado al menor tiempo a floración. El período crítico simulado fue claramente la etapa ontogénica que mayor acortamiento mostró (ca. 0.6 vs. 0.1 y 0.2 días por década en la etapa previa y posterior, respectivamente). Estos resultados destacan la importancia de la captura y utilización de recursos durante un período crítico bajo escenarios de noches primaverales más cálidas (Capítulo 2).

4.4.2. ¿Cuán sensible es el rendimiento de trigo y cebada al incremento de la temperatura nocturna en la Región Pampeana?

A nivel regional y durante el período 1961-2014, el rendimiento de trigo y cebada se redujo ca. 4% y 5% por °C de incremento en la temperatura mínima durante el período crítico, respectivamente. Esta respuesta, obtenida a partir de ejercicios de simulación, fue similar a la previamente cuantificada en ensayos a campo (Capítulo 2). En Junín, localidad de latitud similar a Buenos Aires (donde se realizaron los ensayos a campo), el rendimiento de trigo se redujo ca. 4% por °C de incremento en la temperatura mínima durante el período, mientras que el de cebada cayó ca. 7% por °C. Los valores observados en la Región Pampeana (reducciones de entre 1% y 9% por °C) estuvieron dentro del rango reportado en la literatura (ver capítulo 2, e.g. Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Peltonen-Sainio et al., 2010), destacándose el trabajo realizado (también con ejercicios de simulación) para la localidad de Pergamino, donde el rendimiento potencial de trigo se redujo ca. 7% por °C de incremento de la temperatura mínima durante octubre y noviembre (Magrin et al., 2009). En el presente trabajo, el rendimiento de trigo en Pergamino disminuyó ca. 3% por °C de incremento de la temperatura mínima durante el período crítico que, en promedio, ocurrió entre mediados de septiembre y mediados de octubre. Una forma de comprender la magnitud del impacto de mayores temperaturas nocturnas es compararlo con el progreso del mejoramiento. En cereales de invierno (trigo principalmente), los programas de mejora han tenido un impacto marcado sobre el rendimiento potencial fundamentalmente durante la segunda mitad del Siglo XX (Calderini y Slafer, 1998). En Argentina, se han cuantificado ganancias genéticas en rendimiento de trigo de entre 0.57% (Slafer y Andrade, 1989) y 0.96% (Calderini et al., 1995) por año, y de ca. 0.72% por año en el caso de cebadas de 2 hileras (Abeledo et al., 2003). Tomando en cuenta, en promedio para toda la Región Pampeana, la repuesta del rendimiento (ca. -4% y -5% por °C de calentamiento en trigo y cebada, respectivamente) y el cambio observado en la temperatura mínima durante el período crítico de ambos cultivos (ca. 0.16 °C por década), la ganancia genética lograda en la región podría haber sido aproximadamente un 10% mayor si no se hubieran incrementado las temperaturas nocturnas.

La sensibilidad del rendimiento al calentamiento nocturno no fue homogénea en toda la región. Si a esto se le suma las diferentes tendencias térmicas observadas, el resultado puede ser diferente, al menos en magnitud. Por ejemplo, si bien tanto en Coronel Suárez como en Balcarce (dos localidades de la zona mayor potencialidad), el rendimiento de cebada respondió negativamente al calentamiento, el cambio negativo en temperatura mínima y la

menor sensibilidad del rendimiento registrada en la primera localidad hizo que el rendimiento potencial simulado varíe muy poco, mientras que en Balcarce se redujo ca. 5% por década. En este sentido, surge la pregunta sobre qué factores determinan la variabilidad regional en la respuesta del rendimiento a la temperatura, cuando se utiliza (simula) el mismo cultivar, en fecha y densidad de siembra óptima, sin limitaciones hídrico-nutricionales o bióticas. En principio, localidades con mayores temperaturas medias promedio durante el período crítico podrían sufrir mayores pérdidas de rendimiento debido al calentamiento (Ottman et al., 2012; Gourdj et al., 2013). En el presente trabajo, el ajuste de la fecha de siembra a simular, a fin de evitar la ocurrencia de heladas y golpes de calor en floración, ubicó el período crítico en condiciones de temperatura similar (ca. 15 °C de temperatura media promedio) entre las diferentes localidades de la región. De hecho, el acortamiento de la duración del período crítico frente al incremento de la temperatura mínima fue menos variable a nivel regional que la respuesta del rendimiento. La radiación solar incidente diaria promedio durante el período crítico, en cambio, fue diferente entre localidades. En el sur de la región se registraron los mayores valores de radiación y, consecuentemente, de cociente fototermal (Fischer, 1985; datos no mostrados), lo cual explicó la mayor potencialidad de rendimiento de esta zona (Magrin et al., 1993; Menéndez y Satorre, 2007). Sin embargo, la variabilidad en radiación solar promedio por sí sola tampoco explicó las diferencias en respuestas del rendimiento al calentamiento nocturno.

La variabilidad regional en respuesta del rendimiento simulado al calentamiento nocturno observado fue principalmente explicada por la respuesta de la radiación solar incidente durante el período crítico al incremento de la temperatura mínima. La radiación solar incidente se incrementa continuamente a medida que transcurre la estación de crecimiento de trigo o cebada. Entonces, un acortamiento del período crítico debido a mayores temperaturas nocturnas se traduce en una menor radiación promedio durante la etapa (Capítulo 2). En las localidades donde esta reducción en la disponibilidad de recursos fue mayor (Balcarce y General Pico, por ejemplo), el impacto negativo sobre el rendimiento fue más importante. Este efecto se verificó con la clara relación positiva entre la respuesta al calentamiento nocturno del rendimiento y la de la radiación acumulada en el período crítico. En este sentido, teniendo en cuenta que el calentamiento asimétrico observado en diferentes partes del mundo suele adjudicarse a una mayor nubosidad (Dai et al., 1999; Dai et al., 2001; Lobell et al., 2007), es lógico preguntarse si el aumento de la temperatura mínima viene acompañado de una menor radiación solar incidente (Fischer et al., 2014). De esta forma, los cultivos podrían: (i) estar expuestos a días con mayor temperatura nocturna y efectivamente menor radiación incidente (producto de la mayor nubosidad), y/o (ii) explorar condiciones de menor radiación incidente durante sus etapas ontogénica más relevantes (e.g. período crítico) debido al adelantamiento calendario de la etapa como consecuencia de mayores temperaturas nocturnas. Teniendo en cuenta estos aspectos, evaluar la correlación entre temperatura y radiación durante una etapa fenológica del cultivo no permite diferenciar claramente los efectos como si hacerlo para un período calendario fijo. En este sentido, la radiación solar incidente y la temperatura mínima, ambas variables promedio durante el trimestre septiembre-octubre-noviembre, se asociaron negativamente en 10 de las 16 localidades evaluadas (r entre -0.53 y -0.27, $p < 0.05$). Entonces, los cultivos de trigo y cebada estuvieron expuestos a mayores temperaturas nocturnas (desarrollo acelerado que reduce el tiempo de captura de radiación) y, en varias situaciones, un menor nivel de radiación que disminuyó aún más la potencialidad del ambiente.

En condiciones de secano, la disponibilidad de agua podría enmascarar la respuesta del rendimiento de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas. La producción de cultivos de granos puede dividirse en tres niveles: (i) el rendimiento potencial, determinado por factores definitorios como el ambiente fototermal y características fisiológicas del cultivo, (ii) el rendimiento alcanzable, modulado por factores limitantes como la disponibilidad de agua y nutrientes, y (iii) el rendimiento finalmente logrado, afectado por factores reductores como los estreses bióticos y abióticos (Rabbinge, 1993; van Ittersum y Rabbinge, 1997). El presente capítulo de simulación, al igual que los correspondientes a ensayos a campo (Capítulos 2 y 3) se focalizaron en el primer nivel dado que las variaciones de temperatura nocturna exploradas, las cuales tuvieron un efecto térmico “no estresante” que impactó sobre el rendimiento a través del desarrollo del cultivo, son un claro ejemplo de factor definitorio del rendimiento potencial (Sadras et al., 2015). Sin embargo, en la Región Pampeana los factores limitantes del rendimiento, principalmente agua, tienen un impacto cuantitativamente importante (Satorre, 2011; Aramburu Merlos et al., 2015). Por ejemplo, el déficit hídrico durante el período crítico explicó el 65% de la variabilidad en rendimiento de trigo observada en el sudeste de la región (Calviño y Sadras, 2002). Igualmente, la Región Pampeana ha mostrado una marcada variabilidad inter-decadal en precipitaciones (Castañeda y Barros, 1994; Berbery et al., 2006), con un incremento estable de la precipitación anual (particularmente durante la primavera-verano) desde los 1970s (Rusticucci y Penalba, 2000; Vargas et al., 2002; Haylock et al., 2006), lo cual puede resultar beneficioso para zonas (e.g. oeste de la región) donde la producción de trigo y cebada es fuertemente dependiente del agua almacenada en el suelo (Asseng et al., 2012). En este sentido, en 15 de las 16 localidades se observó una asociación positiva entre la temperatura mínima promedio y las precipitaciones acumuladas durante el trimestre septiembre-octubre-noviembre (r entre 0.28 y 0.68, $p < 0.05$) durante el período analizado (1961-2014). Frente a estos escenarios, se podrían esperar mayores rendimientos alcanzables producto de una mejor oferta hídrica, junto con menores rendimientos potenciales producto del incremento de la temperatura nocturna. Este aspecto, junto con la compleja interacción que puede tener la disponibilidad hídrica y el incremento de la temperatura nocturna, e incluso la ocurrencia de golpes de calor, merecen ser evaluadas.

4.4.3. Posibles estrategias de adaptación frente a incrementos de la temperatura nocturna en la Región Pampeana

Los resultados obtenidos en el presente capítulo se complementan con las evaluaciones previas a campo (Capítulo 2), reforzando la idea de mantener (y si es posible incrementar) la captura de recursos durante el período crítico y, consecuentemente, la producción de biomasa para minimizar las pérdidas de rendimiento en cultivos de trigo y cebada expuesto a mayores temperaturas nocturnas. En el corto y mediano plazo, el desarrollo del cultivo juega un rol central en el diseño de estrategias de adaptación al cambio climático. En este sentido, tal como se discutió en el capítulo 3, un objetivo relevante del mejoramiento para ambientes con incrementos graduales y a largo plazo de temperaturas moderadamente altas -como es y se proyecta el incremento de temperatura nocturna- es cuantificar y utilizar, si es posible, la variabilidad existente en la respuesta de la tasa de desarrollo a la temperatura. De hecho, no hay *nurseries* específicas de altas temperaturas nocturnas, si ocurrencia *ad hoc* de temperaturas extremas en algunos ambientes, pero eso no alcanza como criterio para comercializar una variedad como tolerante al calor (mucho menos

a mayores temperaturas nocturnas). Los avances de CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo) provienen de sistemas de producción muy cálidos (temperaturas $> 30^{\circ}\text{C}$) y bajo riego (e.g. India) que no tienen aspectos en común con la Región Pampeana, además de estar relacionados fundamentalmente con tolerancia a “golpes de calor” (Cossani y Reynolds, 2012). En Argentina, particularmente, no hay evidencias de sensibilidad diferencial de los distintos genotipos (ni de trigo ni de cebada) en respuesta al aumento en las temperaturas a lo largo de su ciclo y/o en periodos particulares del mismo, más allá de algunas diferencias en los requerimientos de vernalización. Tampoco se diseñan planes de mejora específicos de tolerancia a aumentos términos graduales. De hecho, los materiales que mejor se adaptan a regiones más cálidas en las regiones de producción de trigo de Argentina (en general ciclos intermedios a cortos, sin vernalización y con moderada a poca sensibilidad al fotoperiodo), son los mismos que se usan en otras regiones de producción con temperaturas menores durante el ciclo (sudeste y/o sudoeste de la Región Pampeana). En este sentido, es difícil especular que cultivares provenientes de regiones con mayores temperaturas nocturnas tenga un respuesta sustancialmente diferente (en términos de impacto sobre el desarrollo del cultivo) a la de los cultivares evaluados (Capítulos 2 y 3) en esta tesis.

Actualmente se trabaja en posibles vías de mejoramiento del rendimiento potencial de cereales de invierno (principalmente trigo), aunque el manejo del cultivo con la genética disponible se destaca en el corto plazo. Obtener mejoras constitutivas en la EUR (Parry et al., 2011; Reynolds et al., 2012; Furbank et al., 2015) es posiblemente la propuesta más ambiciosa, la cual podría tener un marcado impacto en escenarios de mayores temperaturas nocturnas (i.e. compensar la menor captura de radiación solar producto del acortamiento de la etapa con una mayor eficiencia de utilización). En la misma línea se podrían ubicar a los trabajos focalizados en obtener cultivares con mayor tolerancia a temperaturas extremas en floración, tanto a heladas (Frederiks et al., 2012; Frederiks et al., 2015) como a golpes de calor (Cossani y Reynolds, 2012; Stratonovitch y Semenov, 2015). Sin embargo, hasta tener avances tangibles (i.e. nuevos cultivares) en estas líneas de mejora, medidas de manejo como siembras más tempranas y/o la utilización de cultivares de ciclo más largo pueden resultar estrategias de adaptación rápidamente adoptables en escenarios más cálidos (Zheng et al., 2012; Fischer et al., 2014).

En este capítulo se exploró el impacto de cambios en la fecha de siembra y/o cultivar sobre la fenología del cultivo, duración de la etapa pre-antesis en general y del período crítico en particular. Dos características a destacar del análisis son la utilización de: (i) cultivares comerciales representativos de la variabilidad fenológica (considerando materiales de bajo o nulos requerimientos de vernalización) actualmente disponible en el mercado argentino, y (ii) series climáticas sintéticas definidas por la tendencia térmica observada y la variabilidad natural del clima del lugar elegido. El adelanto de la fecha de siembra resultó ser una estrategia útil, siempre y cuando se adelante la ventana óptima de floración en el nuevo escenario térmico, principalmente adelanto de la fecha media de última helada. En Tres Arroyos, por ejemplo, la fecha de siembra óptima en la serie climática sintética se adelantó 7 semanas para trigo y 6 semanas para cebada, debido a un adelanto de 2 semanas en la fecha óptima de floración. En cambio, cuando la fecha umbral de floración no se modifica, como en el caso de Paraná, la utilización de un material de ciclo más largo es totalmente necesaria para evitar fuertes reducciones en la duración de etapas pre-antesis. Este resultado destaca la importancia de considerar tanto las temperaturas “no estresantes” (e.g. mayores temperaturas mínimas) como las “estresantes” (e.g. helada) a la hora de definir cuándo se siembra un determinado material (Sadras y Dreccer, 2015). En el sur de Australia, por ejemplo, a pesar

de registrarse un incremento de la temperatura media de ca. 0.17 °C por década, la fecha de última helada se mantuvo o incluso se retrasó, siendo necesario sembrar más tarde o cambiar a un cultivar de mayor largo de ciclo (Crimp et al., 2016).

La sensibilidad fotoperiódica de los cultivares es una característica importante a considerar frente a escenarios más cálidos. La utilización de cultivares de mayor duración de ciclo, producto fundamentalmente de una mayor sensibilidad al fotoperíodo (e.g. ‘K. Gladiador’ respecto de ‘Baguette 601’ en el caso de los cultivares de trigo analizados) puede ser una estrategia viable de adaptación, compensando el acortamiento en el ciclo que produce el aumento de la temperatura. Adelantos de la fecha de siembra durante el invierno aumentan las diferencias entre cultivares de diferente sensibilidad fotoperiódica al ubicar las etapas prefloración en fotoperíodos menos inductivos. En el mercado de argentino de trigo, la variabilidad en sensibilidad al fotoperíodo de los cultivares es cuantitativamente importante (Gomez et al., 2014). Por otra parte, si se cuenta con la información fenológica necesaria a la hora de decidir el cultivar a sembrar, la duración relativa de las etapas pre-antesis es otro punto importante a tener en cuenta. Dentro de los cultivares con similar tiempo a floración, aquellos con una mayor duración del período crítico (a expensas de la etapa previa) pueden acumular más radiación solar durante esta etapa (Slafer, 2003; Miralles y Slafer, 2007), otorgándole cierta ventaja frente a escenarios más cálidos. Se ha demostrado la existencia de variabilidad de este atributo en cultivares comerciales de trigo y cebada (Whitechurch et al., 2007; González et al., 2011b) e incluso se ha propuesto a la sensibilidad al fotoperíodo como mecanismo para manipular el desarrollo y obtener mejoras del rendimiento potencial (Slafer et al., 2001). La utilización de cultivares con mayor duración relativa del período crítico podría ser útil siempre y cuando se compense el acortamiento de la etapa de establecimiento y macollaje del cultivo (debido tanto a la genética como al calentamiento) con prácticas de manejo tendientes a maximizar la intercepción de radiación solar por parte del canopeo y el número potencial de espigas a inicios del período crítico (e.g. mayores densidades de siembra y/o dosis de fertilización nitrogenada).

4.5. Conclusiones

En el presente capítulo, el uso de modelos de simulación de cultivos y series climáticas históricas permitió cuantificar la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas en la Región Pampeana, principal región productora de granos en Argentina y una de las más productivas del mundo (Hall et al., 1992). Además, utilizando series climáticas sintéticas, se exploraron posibles estrategias de adaptación basadas en la modificación de la fecha de siembra y elección del cultivar. En base a los conocimientos generados en los capítulos previos, el foco del análisis se centró en el período crítico. A nivel regional, el rendimiento de trigo y cebada se redujo entre ca. 2% y 9 % por °C de incremento en la temperatura mínima durante dicha etapa. Esta variable tendió a incrementarse entre ca. 0.2 y 0.5 °C por década, excepto en el centro-sur de la provincia de Buenos Aires. Considerando que los patrones fenológicos determinan mayormente la adaptación de un cultivo a un determinado ambiente, siembras más tempranas y/o cultivares de ciclo más largo son sugeridas como estrategias de adaptación rápidamente adoptables en respuesta al calentamiento global.

CAPÍTULO 5.

Conclusiones generales

5.1. Contexto de la problemática abordada

La agricultura es considerada la actividad humana más dependiente del clima (Bunting et al., 1982; Oram, 1985; Podestá et al., 1999), y la mayoría de las decisiones productivas involucran directa o indirectamente este factor (Bert et al., 2006). La temperatura es la variable más afectada por el cambio climático, siendo el calentamiento asimétrico y la ocurrencia de eventos extremos características relevantes de este fenómeno (IPCC, 2014). Cultivos estratégicamente importantes a nivel local (vinculados con la sustentabilidad del sistema agrícola) e internacional (asociados a la seguridad alimentaria) como trigo y cebada están actualmente expuestos, y muy probablemente continúen estando, a mayores temperaturas nocturnas. Esta tendencia climática ha sido observada en la mayor parte de la Región Pampeana (Sadras y Monzon, 2006; Magrin et al., 2009; Rusticucci, 2012; Fernández-Long et al., 2013; Barros et al., 2015), principal región productora de granos de la Argentina (Agroindustria, 2016) y una de las más productivas del mundo (Hall et al., 1992). En el capítulo 4 se cuantificaron los cambios térmicos durante el período 1961-2014, ajustando el análisis a la fenología del cultivo, principalmente el período crítico. A nivel regional, la temperatura mínima promedio de esta etapa tendió a aumentar 0.14 y 0.16 °C por década en trigo y cebada, respectivamente. En este contexto, conocer la respuesta de los cultivos a variaciones ambientales (temperatura nocturna en este caso) es información sumamente valiosa para diseñar estrategias de adaptación tendientes a mantener e incluso incrementar la producción de estos importantes cereales en las próximas décadas (Evans, 1993; Fischer et al., 2014).

La tesis tuvo en cuenta tres aspectos relevantes para generar información útil en el diseño de estrategias de manejo y mejora de cultivos frente a escenarios más cálidos: (i) el rango ambiental explorado (i.e. cambios en la temperatura nocturna), (ii) los procesos funcionales preponderantes bajo el ambiente objetivo, y principalmente (iii) el nivel de organización biológico sobre el cual focalizar el estudio (Capítulo 1, Figura 1.1). De acuerdo a análisis retrospectivos y proyecciones futuras, las variaciones en temperatura nocturna a las que están y estarán expuestos cereales de invierno como trigo y cebada son y serán graduales y a largo plazo (Alexander et al., 2006; Sillmann et al., 2013a; Sillmann et al., 2013b) dentro del rango de temperaturas moderadamente altas (i.e. temperatura media entre 15 y 25-30 °C con temperaturas máximas hasta ca. 32 °C; Wardlaw y Wrigley, 1994; Stone et al., 1995; Savin et al., 1997). En lo que respecta a procesos funcionales, la respuesta a la temperatura de procesos de desarrollo, crecimiento y/o partición ha sido estudiada fuertemente a nivel de órgano o planta, aunque el impacto relativo de mayores temperaturas nocturnas sobre cada uno de éstos procesos es poco predecible a nivel de cultivo (Sadras y Richards, 2014; Peraudeau et al., 2015; Sadras y Dreccer, 2015). De hecho, la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas no había sido completamente evaluada a nivel de cultivo.

En base a lo expuesto, el objetivo general de la tesis fue “*Estudiar y cuantificar la respuesta de cultivos de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas, dentro del rango de moderadamente altas (i.e. temperatura media entre 15 y 25-30 °C con temperaturas máximas hasta ca. 32 °C), mediante la evaluación de procesos fisiológicos involucrados en la determinación del rendimiento, base necesaria para diseñar estrategias de manejo y mejora que permitan adaptar estos cultivos a escenarios más cálidos*”. Para cumplir con este

objetivo se utilizaron aproximaciones y herramientas propias de la fisiología de cultivos como: (i) ensayos a campo que, si bien incluyen algunas variables no controladas (e.g. variaciones de otros factores climáticos), brindan información extrapolable a condiciones productivas (Savin et al., 1996), y (ii) modelos de simulación de cultivos que permiten, dentro de su rango agronómico de aplicación, escalar el análisis a nivel regional (Bert et al., 2006; Zheng et al., 2012; Asseng et al., 2015b; Chenu, 2015) integrando conocimientos adquiridos no solo en fisiología de cultivos sino también en otras disciplinas (Boote et al., 1996; Hoogenboom et al., 2004).

5.2. Respuesta del rendimiento de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas: relevancia del desarrollo del cultivo

En base la problemática abordada en la presente tesis, la primera pregunta que surge es *¿Cuál es el impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre el rendimiento de trigo y cebada?* En línea con análisis retrospectivos de datos observados y/o simulados reportados en la literatura (e.g. Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Magrin et al., 2009; Peltonen-Sainio et al., 2010), en los experimentos a campo realizados se observaron reducciones en el rendimiento de cultivos de trigo y cebada expuestos a mayores temperaturas nocturnas, tanto durante el período crítico (ca. 7% por °C; capítulo 2) como durante el llenado de granos (ca. 3% por °C; capítulo 3). Sólo en regiones muy frías (principalmente altas latitudes), donde las bajas temperaturas limitan el crecimiento del cultivo, se podría esperar un efecto positivo del calentamiento al aumentar la estación de crecimiento (Peltonen-Sainio et al., 2009; Fang et al., 2015). En la Región Pampeana, se cuantificaron reducciones promedio del rendimiento de ca. 4% y 5% por °C de incremento en la temperatura mínima durante el período crítico de trigo y cebada, respectivamente (Capítulo 4).

El rendimiento del cultivo es el resultado de la interacción entre procesos de desarrollo, crecimiento y partición que ocurren durante todo el ciclo del cultivo (Evans, 1993; Richards, 1996), siendo inherentemente sensible a la variabilidad climática (Wheeler et al., 2000; Porter y Semenov, 2005). Cambios graduales y a largo plazo de la temperatura impactan principalmente sobre tasas de desarrollo y crecimiento (Slafer y Rawson, 1994; Menzel et al., 2006; Parent y Tardieu, 2012), mientras que los eventos térmicos extremos y puntuales afectan particularmente procesos reproductivos y de partición de asimilados (Stone, 2001; Farooq et al., 2011; Dreccer et al., 2014). En este sentido, los procesos comúnmente sugeridos para explicar reducciones del rendimiento asociadas a una menor acumulación de biomasa bajo mayores temperaturas nocturnas son un desarrollo acelerado y una menor tasa de asimilación de carbono debido al incremento de la respiración (Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007; Grant et al., 2011). Sin embargo, estos conceptos se basan fundamentalmente en evaluaciones a nivel de órgano o planta no completamente extrapolables a nivel de cultivo. Es por ello que surge la pregunta *¿Cuál o cuáles procesos funcionales a nivel de cultivo gobiernan la respuesta del rendimiento de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas?* La respuesta de cultivos de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas se esquematiza en la Figura 5.1, haciendo énfasis en los procesos funcionales de la generación del rendimiento afectados durante dos etapas ontogénicas clave como el período crítico y el llenado de granos (Slafer y Rawson, 1994). Este diagrama resume los principales resultados obtenidos en los capítulos 2 y 3 de la tesis, los cuales sirvieron de base para diseñar y analizar los ejercicios de simulación de cultivos del capítulo 4.

En el período crítico, el rendimiento de trigo y cebada están limitados por fuente (Fischer, 1985; Miralles y Slafer, 2007; Arisnabarreta y Miralles, 2008). Reducciones en la disponibilidad y captura de recursos así como en la eficiencia con que estos son convertidos en asimilados y particionados a granos impactan negativamente sobre la determinación del número de granos y, por ende, del rendimiento (Fischer, 1984; Slafer et al., 2015). Los resultados obtenidos en el capítulo 2 mostraron reducciones significativas en la RFA acumulada durante el período crítico de cultivos expuestos a mayores temperaturas nocturnas, como consecuencia del acortamiento de la etapa (ca. 6% por grado tanto en trigo como en cebada), debido a una mayor tasa de desarrollo. La RFA se incrementa continuamente a medida que transcurre la estación de crecimiento, entonces una menor duración del período crítico se tradujo en una menor RFA promedio durante la etapa. Tal como se espera en cultivos sin limitaciones hídricas, nutricionales o bióticas cuya fecha y densidad de siembra fue ajustada al ambiente, la fracción de radiación interceptada por el canopeo no condicionó la captura de radiación (Richards, 2000). La EUR, atributo integrador de procesos de crecimiento a nivel de cultivo (Monteith, 1977; Sinclair y Muchow, 1999) que podría indicar impactos negativos de mayores temperaturas nocturnas vía incrementos en la respiración (Penning de Vries et al., 1979), no varió significativamente en el rango de temperaturas mínimas promedio explorado (i.e. entre 11 y 17 °C). En la misma línea, no se observaron variaciones significativas en la partición de biomasa a espiga y eficiencia reproductiva. Estas evidencias demuestran que la aceleración del desarrollo bajo mayores temperaturas nocturnas acortó la duración del período crítico, reduciendo la captura de radiación con el consecuente impacto negativo sobre la producción de biomasa, el NG (ca. 6% por °C) y, por ende, el rendimiento de trigo y cebada (Figura 5.1). Posibles impactos de mayores temperaturas nocturnas sobre el PG potencial o sobre la disponibilidad de área foliar y/o carbohidratos solubles por grano establecido no se vieron reflejados en un PG final diferente entre cultivos calentados y no calentados durante el período crítico. Estos resultados concuerdan con las predicciones derivadas de la Hipótesis 1: *“Mayores temperaturas nocturnas afectan el rendimiento de trigo y cebada al reducir la duración del período crítico, afectando la captura, pero no la eficiencia de utilización ni partición de recursos”*. Por lo tanto, la misma fue aceptada.

Definido el número de granos y el peso potencial de los mismos (i.e. destino) al final del período crítico, el rendimiento de trigo y cebada depende de la disponibilidad de asimilados por grano (i.e. fuente) durante el llenado de los mismos (Fischer, 1984). En general, si bien pueden existir estreses bióticos (Bingham et al., 2009; Serrago et al., 2011) y/o abióticos (Slafer y Miralles, 1992; Savin et al., 1997) que alteren negativamente la relación, la fuente disponible por grano (considerando área foliar fotosintéticamente activa y carbohidratos solubles almacenados en tallos) suele ser suficiente para cubrir la demanda de los destinos establecidos, considerándose el rendimiento de trigo y cebada limitado (o a lo sumo co-limitado) por destinos durante post-antesis (Borrás et al., 2004; Dreccer et al., 2009; Serrago et al., 2013). Los resultados obtenidos en el capítulo 3 se mantienen en esta línea, aunque la falta de limitación por fuente del rendimiento de trigo y cebada no implica ausencia de impacto negativo de mayores temperaturas nocturnas. Cultivos expuestos a noches más cálidas durante post-antesis sufrieron reducciones del PG logrado (ca. 3% por °C) debido fundamentalmente al acortamiento de la duración del llenado de granos (ca. 3% por °C), el cual estuvo lejos de ser compensado por el leve incremento (efecto no significativo) observado en la tasa de llenado (Figura 5.1). La disponibilidad de asimilados por grano no condicionó esta respuesta. No se observó un impacto consistente de mayores temperaturas

nocturnas sobre la duración del área foliar y el consumo de carbohidratos solubles cuando se descartó el efecto del calentamiento sobre el desarrollo del grano mediante el análisis en unidades de tiempo térmico. En la misma línea, granos en posiciones desfavorables dentro de la espiga (e.g. granos en espiguillas basales) y, por lo tanto, de menor prioridad en el suministro de asimilados (Bremner y Rawson, 1978), no indicaron limitaciones por fuente al mostrar respuestas al calentamiento nocturno similares a las observadas en granos en posiciones favorables (e.g. granos en espiguillas centrales). Entonces, el efecto de mayores temperaturas nocturnas post-antesis sobre el PG y, en consecuencia, sobre el rendimiento de trigo y cebada estuvo directamente relacionado con procesos internos del grano. De existir algún efecto sobre el canopeo como fuente de asimilados (e.g. mayor tasa respiratoria), el mismo no fue significativo en las condiciones de cultivo y rango de temperatura evaluados. Estos resultados concuerdan con las predicciones derivadas de la Hipótesis 2: “*Mayores temperaturas nocturnas afectan el peso de grano en trigo y cebada debido a un efecto directo sobre el desarrollo no mediado por la disponibilidad de asimilados para el llenado de granos*”. Por lo tanto, la misma fue aceptada.

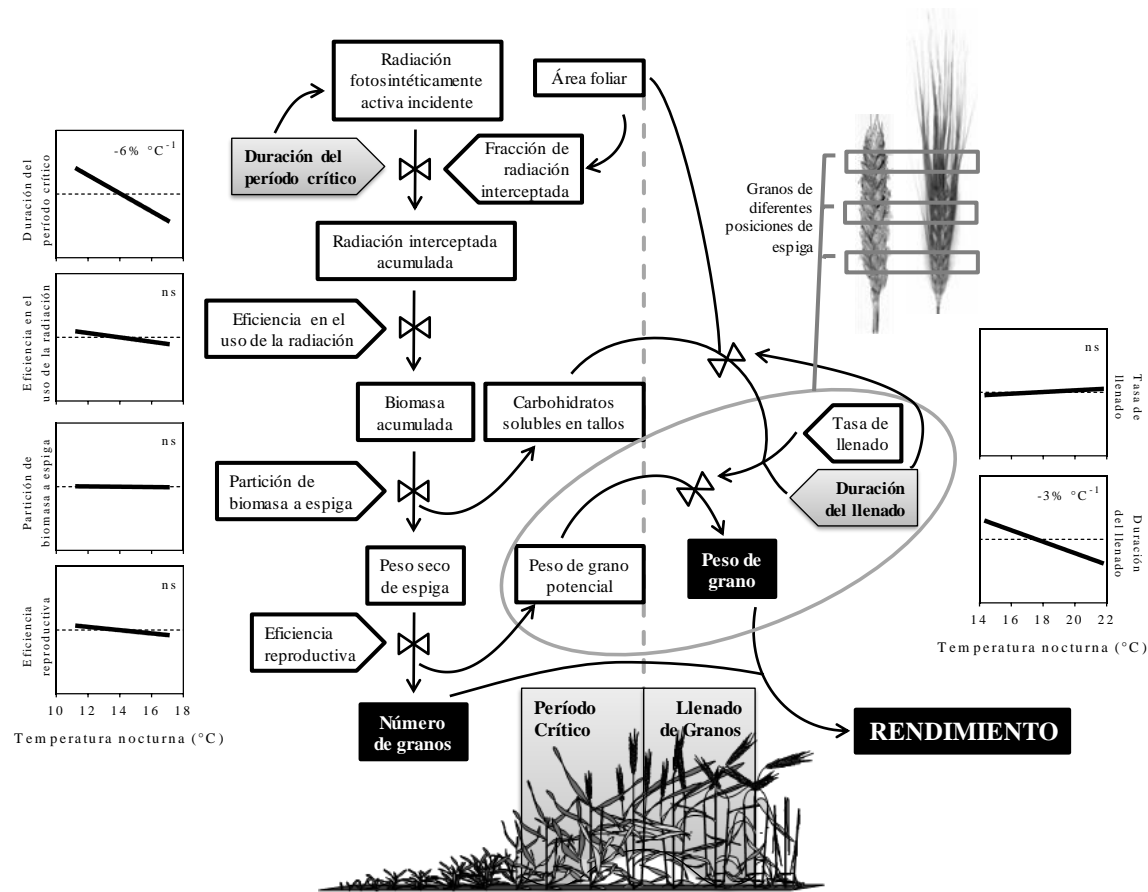


Figura 5.1. Respuesta de cultivos de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico y el llenado de granos. Diagrama conceptual (en base a Ecuaciones 1.3 y 1.4) de la generación del rendimiento, indicando las principales variables (rectángulos) y procesos (pentágonos) involucrados (las flechas indican las relaciones funcionales). Se muestra la repuesta de los principales procesos de desarrollo, crecimiento y/o partición del cultivo a la variación en temperatura nocturna (rangos explorados en la presente tesis), destacando en gris los principales procesos funcionales afectados por el incremento de la temperatura nocturna. Esquema del cultivo adaptado de Slafer y Rawson (1994). Fotos de espigas tomadas de <http://ced.agro.uba.ar/botanicovirtual/>.

El rol del desarrollo del cultivo en la respuesta del rendimiento a mayores temperaturas nocturnas fue tan determinante que no se observaron diferencias entre los cultivares evaluados asociadas a características intrínsecas de trigo y cebada. No fue objetivo de esta tesis determinar diferencias entre especies, evaluando un mayor número de cultivares o eligiendo materiales con características contrastantes en cuanto a la generación del rendimiento. De hecho, los materiales utilizados (trigo pan ‘Baguette 13 Premium’ y cebada de 2 hileras ‘Scarlett’) se eligieron por presentar alto rendimiento potencial, similar tiempo a floración e importante grado de adopción en la región al inicio de la tesis. Igualmente, estos cultivares presentaron diferencias propias de cada especie, principalmente asociadas a la estructura de espiga. Trigo mostró su mayor plasticidad para generar granos por espiga, mientras que la cebada de 2 hileras utilizada hizo lo propio con la capacidad para generar macollos (Alzueta et al., 2012; Slafer et al., 2014). Las diferencias en número de granos por espiga a favor de trigo, y en espigas por unidad de área a favor de cebada, fueron consistentes. Sin embargo, bajo noches más cálidas el impacto del acortamiento del período crítico sobre el establecimiento de este segundo subcomponente del NG gobernó la respuesta (Capítulo 2). Otra posible diferencia entre trigo y cebada bajo mayores temperaturas nocturnas podría haber resultado de un diferente grado de limitación por destinos durante el llenado (López-Castañeda y Richards, 1994; Bingham et al., 2009; Serrago et al., 2013). Sin embargo, como se discutió anteriormente, la disponibilidad de asimilados no fue limitante y el impacto sobre el desarrollo del grano moduló la respuesta del PG. Además, prácticamente no se observaron diferencias en la relación fuente-destino (considerada como el área foliar o contenido de carbohidratos solubles por grano) al final de período crítico entre los cultivares utilizados.

Los resultados obtenidos en la presente tesis destacan la importancia de la captura de recursos durante el período crítico bajo noches más cálidas, y como el impacto sobre el desarrollo modula esta respuesta. El rendimiento, tanto de trigo como de cebada, resultó ser más sensible al incremento de la temperatura nocturna durante el período crítico que durante post-antesis, con reducciones de ca. 7% por °C (Capítulo 2) y ca. 3% por °C (Capítulo 3) respectivamente. La reconocida relevancia del NG como principal componente del rendimiento (Peltonen-Sainio et al., 2007; Fischer, 2008; Slafer et al., 2014) quedó aquí demostrada frente a variaciones ambientales gobernadas por la temperatura nocturna. Por otra parte, el análisis fenológico-climático realizado (Capítulo 4) mostró que en la Región Pampeana el período crítico fue claramente la etapa ontogénica que mayor acortamiento sufrió debido al incremento de las temperaturas mínimas (ca. 0.6 vs. 0.2 días por década en las otras etapas). Dada la importancia que tiene dicha región como productora de granos en Argentina (ca. 90 % de la producción nacional; Agroindustria, 2016), siendo además una de las principales regiones productivas del mundo (Hall et al., 1992), resulta lógico preguntarse *¿Cuán importante es la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas en la Región Pampeana? ¿Posibles estrategias de adaptación?* En promedio, el rendimiento de trigo y cebada simulado durante el período 1961-2014 se redujo ca. 4% y 5% por °C de incremento en la temperatura mínima durante el período crítico, respectivamente (Capítulo 4). Esta sensibilidad del rendimiento al calentamiento nocturno no fue homogénea en toda la región. En cultivos de grano sin limitaciones hídricas, nutricionales o bióticas, el rendimiento depende casi exclusivamente de la cantidad de radiación solar interceptada por el canopeo (Monteith, 1977; Sadras et al., 2015). La variabilidad regional detectada en la sensibilidad del rendimiento de trigo y cebada a mayores temperaturas mínimas durante el período crítico, incluso con acortamientos similares de la etapa, estuvo explicada por diferencias en la cantidad de radiación solar incidente acumulada en dicha etapa (Capítulo 4). En la Figura 5.2

se esquematiza el impacto de la temperatura nocturna, vía desarrollo del cultivo, sobre el tiempo de captura y la disponibilidad de radiación solar sin afectar la EUR o la partición de biomasa a granos (Capítulo 2). Se destaca el impacto diferencial sobre el establecimiento de granos que puede tener un acortamiento similar del período crítico en localidades con diferente variación diaria de la radiación solar incidente. Estos conceptos son la base de las posibles estrategias de manejo sugeridas como rápidamente adoptables en respuesta a escenarios más cálidos, i.e. siembras más tempranas y/o cultivares de ciclo más largo (Zheng et al., 2012; Fischer et al., 2014), las cuales fueron exploradas en esta tesis (Capítulo 4).

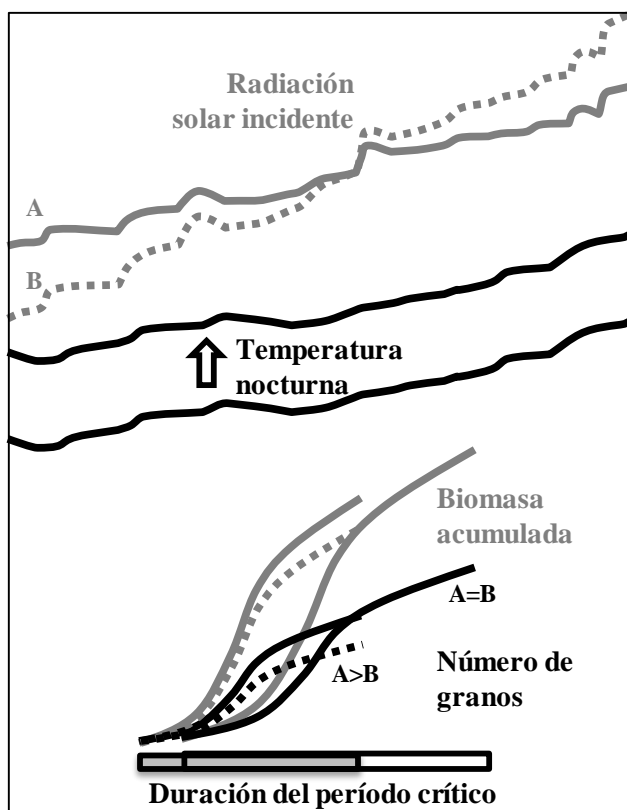


Figura 5.2. Respuesta del número de granos de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico en localidades con diferente variación en la radiación solar incidente diaria. Diagrama conceptual representando el adelanto y acortamiento del período crítico del cultivo frente a mayores temperaturas nocturnas, lo cual reduce la captura de radiación (menos tiempo y menor recurso diario disponible) con la consecuente menor acumulación de biomasa y establecimiento de granos. En localidades donde el cambio diario de radiación solar incidente es mayor (e.g. B respecto de A), el acortamiento y adelantamiento del período crítico expone al cultivo a menores valores relativos del recurso. En este caso, el número de granos es más sensible al incremento de la temperatura nocturna (i.e. mayor reducción por °C) en la localidad B que en la A.

5.3. Implicancias para investigaciones futuras

Más allá del aporte al conocimiento logrado en la presente tesis sobre la respuesta de cultivos de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas, el análisis de los resultados obtenidos plantea nuevos interrogantes que motorizan investigaciones futuras. De

concretarse, las mismas permitirán generar más información útil para diseñar estrategias tanto de manejo como de mejora tendientes a adaptar estos importantes cultivos a escenarios más cálidos. Los principales interrogantes se plantean a continuación.

5.3.1. Respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas bajo diferente disponibilidad de agua y nutrientes

Tal como se discutió en el capítulo 4, la tesis se focalizó en rendimiento potencial dado que las variaciones de temperatura nocturna exploradas, las cuales tuvieron un efecto térmico “no estresante” que impactó sobre el rendimiento a través del desarrollo del cultivo, son un claro ejemplo de factor definitorio del rendimiento (Sadras et al., 2015). De hecho, los resultados se obtuvieron a partir de cultivos, ya sea evaluados en experimentos a campo (Capítulos 2 y 3) o simulados (Capítulo 4), sin limitaciones hídricas, nutricionales o bióticas. Sin embargo, teniendo en cuenta el impacto cuantitativamente importante que tiene para la Región Pampeana los factores limitantes del rendimiento, principalmente agua (Calviño y Sadras, 2002; Satorre, 2011; Aramburu Merlos et al., 2015), surgen las preguntas: *¿La respuesta del rendimiento de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas es modulada por la disponibilidad de agua y nutrientes? ¿De existir interacción entre estos factores, cual es la magnitud de la misma?* Más allá de si las precipitaciones han aumentado en las últimas décadas, mejorando la disponibilidad hídrica de cultivos de invierno como trigo y cebada, evaluar posibles interacciones entre regímenes de temperatura nocturna y disponibilidad de agua (riego y secano, por ejemplo) y nutrientes (fundamentalmente nivel de fertilización nitrogenada) complementaria la información previamente generada. Además de la fenología, atributos que confieren adaptabilidad a diferentes ambientes en cereales de invierno, como capacidad de macollaje y de acumulación de reservas en tallos (Dreccer et al., 2012), pueden resultar cuantitativamente importantes en escenarios más cálidos y con menor oferta de recursos.

5.3.2. Variabilidad inter e intra-específica en la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas: rol de la tasa de desarrollo

Luego de entender la respuesta del cultivo a variaciones del ambiente objetivo, y teniendo en cuenta el rol central del desarrollo, es común preguntarse: *¿Existe variabilidad inter e intra-específica en la respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas? ¿De existir, la mayor parte de esta variabilidad está explicada por diferencias en la respuesta de la tasa de desarrollo a la temperatura?* Responder estas preguntas, lo cual no fue objetivo de esta tesis, puede resultar de utilidad tanto para el manejo (i.e. elección de cultivares) como para el mejoramiento (i.e. obtención de cultivares mejor adaptados) de estos cultivos. En este sentido, como se discutió en el capítulo 3, la existencia de variabilidad genética en la respuesta de la tasa de desarrollo al calentamiento nocturno implicaría tener variabilidad genotípica en las temperaturas cardinales (Fischer et al., 2014; Sadras y Dreccer, 2015). Nuevas evaluaciones en este aspecto son necesarias, tomando recaudos en la metodología de análisis utilizada, ya que la misma puede ayudar o impedir la búsqueda de variabilidad genotípica (Slafer y Rawson, 1994; Parent y Tardieu, 2012; Parent y Tardieu, 2014). Teniendo como objetivo mantener o incrementar la duración del período crítico bajo noches más cálidas, el desarrollo del cultivo en esta etapa, a diferencia del llenado de granos, podría ser además manipulado vía sensibilidad al fotoperíodo (Slafer et al., 2001). La respuesta a la

vernalización quedaría restringida al establecimiento y macollaje del cultivo (Slafer y Rawson, 1994). Estos aspectos representan un claro desafío a largo plazo para el mejoramiento de cultivos. En términos prácticos al corto y mediano plazo, es posible preguntarse: *¿La variabilidad fenológica actual del mercado argentino de trigo y cebada permite adaptar estos cultivos los escenarios térmicos de las próximas décadas vía elección del cultivar y la fecha de siembra?* El ejercicio de simulación realizado con los modelos CRONOS© (Alzueta et al., 2014; Miralles et al., 2014) en el capítulo 4 fue una primera aproximación para responder esta pregunta, con resultado positivo. Un análisis similar más completo (uso de la mayor proporción de cultivares posibles) con diferentes escenarios esperados para las próximas décadas resultaría una asistencia útil en la toma de decisiones por parte de productores y/o asesores técnicos.

5.3.3. Susceptibilidad a heladas de cultivos de trigo y cebada expuestos a mayores temperaturas nocturnas

Tal como se indicó en el capítulo 1, la temperatura puede tener efectos directos e indirectos (mediados por otros factores climáticos o debido al impacto sobre otros componentes bióticos del sistema) sobre el rendimiento del cultivo, pudiendo esta respuesta ser modulada por otros factores como el nivel de aclimatación, la disponibilidad de recursos y la interacción con otros estreses (Sadras y Dreccer, 2015). Las heladas tardías, tanto para trigo como para cebada, tiene un peso importante a la hora de elegir la fecha de siembra y el cultivar en la Región Pampeana (Capítulos 1 y 4). Como se describió anteriormente, este evento térmico extremo tiene gran variación espacial (Fernández-Long et al., 2013; Zheng et al., 2015) y cierta independencia del incremento gradual de la temperatura nocturna (Crimp et al., 2016), por lo cual no se descarta su ocurrencia aún escenarios más cálidos (Sillmann et al., 2013b). Un ejemplo de esto puede ser la serie climática sintética generada para Paraná, donde mayores temperaturas mínimas no se asociaron a un adelanto de la fecha de última helada (Capítulo 4). Entonces, la tolerancia a heladas puede resultar un aspecto relevante en términos de mejora (Frederiks et al., 2015), sumamente útil en ambientes donde el desarrollo acelerado implica naturalmente una floración más temprana. Teniendo en cuenta que las condiciones de aclimatación (i.e. proceso a través del cual ciertas plantas, al ser expuestas a bajas temperaturas, incrementan su tolerancia al frío) son muy importantes en determinar la tolerancia de cereales invernales, principalmente en estados vegetativos, a las heladas (Thomashow, 2001; Frederiks et al., 2015), surge la pregunta: *¿Cultivos de trigo y cebada expuestos a noches más cálidas son más susceptibles a la ocurrencia de heladas como consecuencia de una menor aclimatación?* Este interrogante es un claro ejemplo de un posible impacto indirecto del calentamiento nocturno sobre el rendimiento de trigo y cebada, el cual merece ser investigado.

BIBLIOGRAFÍA

- Abeledo, L.G., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2002. Physiological changes associated with genetic improvement of grain yield in barley. In: Slafer, G.A., Molina-Cano, J.L., Savin, R., Araus, J.L., Romagosa, I. (Eds.), *Barley science: recent advances from molecular biology to agronomy of yield and quality*. Food Product Press, New York, USA, pp. 361-386.
- Abeledo, L.G., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2003. Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944–1998). *Euphytica* 130, 325-334.
- Aggarwal, P.K., Baethegan, W.E., Cooper, P., Gommers, R., Lee, B., Meinke, H., Rathore, L.S., Sivakumar, M.V.K., 2010. Managing climatic risks to combat land degradation and enhance food security: key information needs. *Procedia Environmental Sciences* 1, 305-312.
- Agroindustria, 2016. Datos Abiertos Agroindustria (public data). Production/Estimates <https://datos.magyp.gob.ar/reportes.php?reporte=Estimaciones>. Ministerio de Agroindustria, Presidencia de la Nación, Buenos Aires, Argentina.
- Alexander, L.V., Hope, P., Collins, D., Trewin, B., Lynch, A., Nicholls, N., 2007. Trends in Australia's climate means and extremes: A global context. *Australian Meteorological Magazine* 56, 1-18.
- Alexander, L.V., Zhang, X., Peterson, T.C., Caesar, J., Gleason, B., Klein Tank, A.M.G., Haylock, M., Collins, D., Trewin, B., Rahimzadeh, F., Tagipour, A., Rupa Kumar, K., Revadekar, J., Griffiths, G., Vincent, L., Stephenson, D.B., Burn, J., Aguilar, E., Brunet, M., Taylor, M., New, M., Zhai, P., Rusticucci, M., Vazquez-Aguirre, J.L., 2006. Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation. *J. Geophys. Res.: Atmos.* 111, D05109.
- Alzueta, I., Abeledo, L.G., Mignone, C.M., Miralles, D.J., 2012. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *Eur. J. Agron.* 41, 92-102.
- Alzueta, I., Arisnabarreta, S., Abeledo, L.G., Miralles, D.J., 2014. A simple model to predict phenology in malting barley based on cultivar thermo-photoperiodic response. *Comput. Electron. Agric.* 107, 8-19.
- Andrade, J.F., Poggio, S.L., Ermácora, M., Satorre, E.H., 2015. Productivity and resource use in intensified cropping systems in the Rolling Pampa, Argentina. *Eur. J. Agron.* 67, 37-51.
- Aramburu Merlos, F., Monzon, J.P., Mercu, J.L., Taboada, M., Andrade, F.H., Hall, A.J., Jobbagy, E., Cassman, K.G., Grassini, P., 2015. Potential for crop production increase in Argentina through closure of existing yield gaps. *Field Crops Res.* 184, 145-154.
- Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2006. Floret development and grain setting in near isogenic two- and six-rowed barley lines (*Hordeum vulgare* L.). *Field Crops Res.* 96, 466-476.
- Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2008. Critical period for grain number establishment of near isogenic lines of two- and six-rowed barley. *Field Crops Res.* 107, 196-202.
- Asseng, S., Cao, W., Zhang, W., Ludwig, F., 2009. Crop Physiology, Modelling and Climate Change: Impact and Adaptation Strategies. In: Sadras, V., Calderini, D. (Eds.), *Crop Physiology*. Academic Press, San Diego, pp. 511-543.
- Asseng, S., Ewert, F., Martre, P., Rotter, R.P., Lobell, D.B., Cammarano, D., Kimball, B.A., Ottman, M.J., Wall, G.W., White, J.W., Reynolds, M.P., Alderman, P.D., Prasad, P.V.V., Aggarwal, P.K., Anothai, J., Basso, B., Biernath, C., Challinor, A.J., De Sanctis, G., Doltra, J., Fereres, E., Garcia-Vila, M., Gayler, S., Hoogenboom, G., Hunt, L.A., Izaurralde, R.C., Jabloun, M., Jones, C.D., Kersebaum, K.C., Koehler, A.K., Muller, C., Nares Kumar, S., Nendel, C., O'Leary, G., Olesen, J.E., Palosuo, T., Priesack, E., Eyshi Rezaei, E., Ruane, A.C., Semenov, M.A., Shcherbak, I., Stockle, C., Stratonovitch, P., Streck, T., Supit, I., Tao, F., Thorburn, P.J., Waha, K., Wang, E., Wallach, D., Wolf, J., Zhao, Z., Zhu, Y., 2015a. Rising temperatures reduce global wheat production. *Nature Clim. Change* 5, 143-147.

- Asseng, S., Keating, B.A., Fillery, I.R.P., Gregory, P.J., Bowden, J.W., Turner, N.C., Palta, J.A., Abrecht, D.G., 1998. Performance of the APSIM-wheat model in Western Australia. *Field Crops Res.* 57, 163-179.
- Asseng, S., Travasso, M.I., Ludwig, F., Magrin, G.O., 2012. Has climate change opened new opportunities for wheat cropping in Argentina? *Clim. Change*, 1-16.
- Asseng, S., van Herwaarden, A.F., 2003. Analysis of the benefits to wheat yield from assimilates stored prior to grain filling in a range of environments. *Plant Soil* 256, 217-229.
- Asseng, S., van Keulen, H., Stol, W., 2000. Performance and application of the APSIM Nwheat model in the Netherlands. *Eur. J. Agron.* 12, 37-54.
- Asseng, S., Zhu, Y., Wang, E., Zhang, W., 2015b. Crop modeling for climate change impact and adaptation. In: Calderini, V.O.S.F. (Ed.), *Crop Physiology (Second Edition)*. Academic Press, San Diego, pp. 505-546.
- Atkin, O.K., Bruhn, D., Hurry, V.M., Tjoelker, M.G., 2005. Evans Review No. 2: The hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature. *Funct. Plant Biol.* 32, 87-105.
- Barros, V., Vera, C., Agosta, E., Araneo, D., Camilloni, I., Carril, A., Doyle, M., Frumento, O., Nuñez, M., Zárate, M.I.O.d., Penalba, O., Rusticucci, M., Saulo, C., Solman, S., 2015. Cambio climático en Argentina; tendencias y proyecciones. Tercera Comunicación Nacional de la República Argentina a la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático. Jefatura de Gabinete de Ministros. Presidencia de la Nación, Buenos Aires, Argentina, p. 341.
- Berbery, E.H., Doyle, M.E., Barros, V., 2006. Tendencias regionales en la precipitación. In: Barros, V., Clarke, R., Silva Días, P. (Eds.), *El cambio climático en la Cuenca del Plata*. CONICET, Buenos Aires, pp. 67-92.
- Bert, F.E., Satorre, E.H., Ruiz Toranzo, F., Podesta, G.P., 2006. Climatic information and decision-making in maize crop production systems of the Argentinean Pampas. *Agric. Sys.* 88, 180-204.
- Bingham, I.J., Blake, J., Foulkes, M.J., Spink, J., 2007a. Is barley yield in the UK sink limited?: I. Post-anthesis radiation interception, radiation-use efficiency and source-sink balance. *Field Crops Res.* 101, 198-211.
- Bingham, I.J., Blake, J., Foulkes, M.J., Spink, J., 2007b. Is barley yield in the UK sink limited?: II. Factors affecting potential grain size. *Field Crops Res.* 101, 212-220.
- Bingham, I.J., Walters, D.R., Foulkes, M.J., Paveley, N.D., 2009. Crop traits and the tolerance of wheat and barley to foliar disease. *Ann. Appl. Biol.* 154, 159-173.
- Blum, A., 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica* 100, 77-83.
- Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G., Shpiler, L., 1994. Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 21, 771 - 781.
- Boote, K.J., Jones, J.W., Pickering, N.B., 1996. Potential uses and limitations of crop models. *Agron. J.* 88, 704-716.
- Boote, K.J., Pickering, N.B., 1994. Modeling photosynthesis of row crop canopies. *Hortscience* 29, 1423-1434.
- Borlaug, N., 2007. Sixty-two years of fighting hunger: personal recollections. *Euphytica* 157, 287-297.
- Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E., 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131-146.
- Bremner, P., Rawson, H., 1978. The weights of individual grains of the wheat ear in relation to their growth potential, the supply of assimilate and interaction between grains. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 61-72.
- Brocklehurst, P.A., 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 266, 348-349.
- Bunting, A.H., Dennett, M.D., Elston, J., Speed, C.B., 1982. Climate and crop distribution. In: Blaxter, K.L., Fowden, L. (Eds.), *Food, nutrition and climate*. Applied Science Publishers, pp. 43-78.

- Calderini, D.F., Abeledo, L.G., Savin, R., Slafer, G.A., 1999a. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *J. Agric. Sci.* 132, 453-459.
- Calderini, D.F., Abeledo, L.G., Savin, R., Slafer, G.A., 1999b. Final grain weight in wheat as affected by short periods of high temperature during pre- and post-anthesis under field conditions. *Aust. J. Plant Physiol.* 26, 453-458.
- Calderini, D.F., Dreccer, M.F., Slafer, G.A., 1995. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends. *Plant Breed.* 114, 108-112.
- Calderini, D.F., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., 1999c. Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. In: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: ecology and physiology of yield determination*. Food Products Press, New York, USA, pp. 351-377.
- Calderini, D.F., Savin, R., Abeledo, L.G., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., 2001. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. *Euphytica* 119, 199-204.
- Calderini, D.F., Slafer, G.A., 1998. Changes in yield and yield stability in wheat during the 20th century. *Field Crops Res.* 57.
- Calviño, P., Monzon, J., 2009. Farming systems of Argentina: yield constraints and risk management. In: Sadras, V., Calderini, D. (Eds.), *Crop Physiology*. Academic Press, San Diego, pp. 55-70.
- Calviño, P., Sadras, V., 2002. On-farm assessment of constraints to wheat yield in the south-eastern Pampas. *Field Crops Res.* 74, 1-11.
- Cantarero, M.G., Cirilo, A.G., Andrade, F.H., 1999. Night temperature at silking affects kernel set in maize. *Crop Sci.* 39, 703-710.
- Carretero, R., Serrago, R.A., Bancal, M.O., Perelló, A.E., Miralles, D.J., 2010. Absorbed radiation and radiation use efficiency as affected by foliar diseases in relation to their vertical position into the canopy in wheat. *Field Crops Res.* 116, 184-195.
- Castañeda, M.E., Barros, V., 1994. Las tendencias de la precipitación en el Cono Sur de América al este de los Andes. *Meteorológica* 19, 23-32.
- Cattáneo, M., 2011. Los mercados de cebada cervecera en Argentina y el mundo. In: Miralles, D.J., Benech-Arnold, R.L., Abeledo, L.G. (Eds.), *Cebada cervecera*. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina, pp. 275-284.
- Cossani, C.M., Reynolds, M.P., 2012. Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. *Plant Physiol.* 160, 1710-1718.
- CRC-SAS, 2016. Centro Regional del Clima para el Sur de América del Sur <http://www.crc-sas.org/es/>. CRC-SAS.
- Crimp, S.J., Zheng, B., Khimashia, N., Gobbett, D.L., Chapman, S., Howden, M., Nicholls, N., 2016. Recent changes in southern Australian frost occurrence: implications for wheat production risk. *Crop Pasture Sci.* 67, 801-811.
- Charles-Edwards, D.A., Lawn, R.J., 1984. Light interception by grain legume row crops. *Plant Cell Environ.* 7, 247-251.
- Chenu, K., 2015. Characterizing the crop environment – nature, significance and applications. In: Calderini, V.O.S.F. (Ed.), *Crop Physiology (Second Edition)*. Academic Press, San Diego, pp. 321-348.
- Chowdhury, S., Wardlaw, I., 1978. The effect of temperature on kernel development in cereals. *Aust. J. Agric. Res.* 29, 205-223.
- Dai, A., Trenberth, K.E., Karl, T.R., 1999. Effects of clouds, soil moisture, precipitation, and water vapor on diurnal temperature range. *J. Climate* 12, 2451-2473.
- Dai, A., Wigley, T.M.L., Boville, B.A., Kiehl, J.T., Buja, L.E., 2001. Climates of the twentieth and twenty-first centuries simulated by the NCAR climate system model. *J. Climate* 14, 485-519.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2010. *InfoStat Profesional*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

- Dixon, J., Braun, H.-J., Kosina, P., Crouch, J., 2009. Wheat facts and futures. CIMMYT, Mexico, DF.
- Dreccer, M.F., Chapman, S.C., Rattey, A.R., Neal, J., Song, Y., Christopher, J.T., Reynolds, M., 2012. Developmental and growth controls of tillering and water-soluble carbohydrate accumulation in contrasting wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes: can we dissect them? *J. Exp. Bot.*
- Dreccer, M.F., van Herwaarden, A.F., Chapman, S.C., 2009. Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Res.* 112, 43-54.
- Dreccer, M.F., Wockner, K.B., Palta, J.A., McIntyre, C.L., Borgognone, M.G., Bourgault, M., Reynolds, M., Miralles, D.J., 2014. More fertile florets and grains per spike can be achieved at higher temperature in wheat lines with high spike biomass and sugar content at booting. *Funct. Plant Biol.* 41, 482-495.
- Easterling, D.R., Horton, B., Jones, P.D., Peterson, T.C., Karl, T.R., Parker, D.E., Salinger, M.J., Razuvayev, V., Plummer, N., Jamason, P., Folland, C.K., 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science* 277, 364-367.
- Egli, D.B., 1981. Species differences in seed growth characteristics. *Field Crops Res.* 4, 1-12.
- Egli, D.B., 2006. The role of seed in the determination of yield of grain crops. *Aust. J. Agric. Res.* 57, 1237-1247.
- Evans, L.T., 1993. Physiological aspects of crop improvement. In: Evans, L.T. (Ed.), *Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 169-268.
- Fang, S., Cammarano, D., Zhou, G., Tan, K., Ren, S., 2015. Effects of increased day and night temperature with supplemental infrared heating on winter wheat growth in North China. *Eur. J. Agron.* 64, 67-77.
- Fang, S., Tan, K., Ren, S., Zhang, X., Zhao, J., 2012. Fields experiments in North China show no decrease in winter wheat yields with night temperature increased by 2.0-2.5°C. *Sci. China Earth Sci.* 55, 1021-1027.
- FAO, 2015a. FAOSTAT Production Crops database <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>
- FAO, 2015b. FAOSTAT Trade Crops and livestock products database <http://faostat3.fao.org/browse/T/TP/E>
- Farooq, M., Bramley, H., Palta, J.A., Siddique, K.H.M., 2011. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Crit. Rev. Plant Sci.* 30, 491-507.
- Fernández-Long, M.E., Barnatán, I.E., Spescha, L., Hurtado, R., Murphy, G., 2005. Caracterización de las heladas en la Región Pampeana y su variabilidad en los últimos 10 años. *Revista Facultad de Agronomía* 25, 247-257.
- Fernández-Long, M.E., Müller, G.V., Beltrán-Przekurat, A., Scarpati, O.E., 2013. Long-term and recent changes in temperature-based agroclimatic indices in Argentina. *Int. J. Climatol.* 33, 1673-1686.
- Fischer, R.A., 1984. Wheat. In: Smith, W.H., J., B.S. (Eds.), *Symposium on potential productivity of field crops under different environments* IRRI, Los Baños, Philippines, pp. 129-154.
- Fischer, R.A., 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.* 105, 447-461.
- Fischer, R.A., 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. II. Physiology of grain yield response. *Field Crops Res.* 33, 57-80.
- Fischer, R.A., 2001. Selection traits for improving yield potential. In: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (Eds.), *Application of physiology in wheat breeding*. CIMMYT, Mexico DF, pp. 148-159.
- Fischer, R.A., 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Res.* 105, 15-21.
- Fischer, R.A., Byerlee, D., Edmeades, G.O., 2014. *Crop Yields and Global Food Security: Will Yield Increase Continue to Feed the World?* ACIAR Monograph No. 158. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia.

- Fischer, R.A., Maurer, R.O., 1976. Crop temperature modification and yield potential in a dwarf spring wheat. *Crop Sci.* 16, 855-859.
- Fischer, R.A., Stockman, Y.M., 1980. Kernel number per spike in wheat (*Triticum aestivum* L.): responses to preanthesis shading. *Aust. J. Plant Physiol.* 7, 169-180.
- Frederiks, T.M., Christopher, J.T., Harvey, G.L., Sutherland, M.W., Borrell, A.K., 2012. Current and emerging screening methods to identify post-head-emergence frost adaptation in wheat and barley. *J. Exp. Bot.* 63, 5405-5416.
- Frederiks, T.M., Christopher, J.T., Sutherland, M.W., Borrell, A.K., 2015. Post-head-emergence frost in wheat and barley: defining the problem, assessing the damage, and identifying resistance. *J. Exp. Bot.* 66, 3487-3498.
- Furbank, R.T., Quick, W.P., Sirault, X.R.R., 2015. Improving photosynthesis and yield potential in cereal crops by targeted genetic manipulation: Prospects, progress and challenges. *Field Crops Res.* 182, 19-29.
- Gambín, B.L., Borrás, L., 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species. *Ann. Appl. Biol.* 156, 91-102.
- García del Moral, M.B., García del Moral, L.F., 1995. Tiller production and survival in relation to grain yield in winter and spring barley. *Field Crops Res.* 44, 85-93.
- García, G.A., Hasan, A.K., Puhl, L.E., Reynolds, M.P., Calderini, D.F., Miralles, D.J., 2013. Grain yield potential strategies in an elite wheat double-haploid population grown in contrasting environments. *Crop Sci.* 53, 2577-2587.
- Ghiglione, H.O., Gonzalez, F.G., Serrago, R.A., Maldonado, S.B., Chilcott, C., Curá, J.A., Miralles, D.J., Zhu, T., Casal, J.J., 2008. Autophagy regulated by day length determines the number of fertile florets in wheat. *Plant J.* 55, 1010-1024.
- Gomez, D., Vanzetti, L., Helguera, M., Lombardo, L., Frascina, J., Miralles, D.J., 2014. Effect of *Vrn-1*, *Ppd-1* genes and earliness per se on heading time in Argentinean bread wheat cultivars. *Field Crops Res.* 158, 73-81.
- González, F.G., Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2011a. Wheat floret survival as related to pre-anthesis spike growth. *J. Exp. Bot.* 62, 4889-4901.
- González, F.G., Terrile, I.I., Falcón, M.O., 2011b. Spike fertility and duration of stem elongation as promising traits to improve potential grain number (and yield): variation in modern Argentinean wheats. *Crop Sci.* 51, 1693-1702.
- Gourdji, S.M., Mathews, K.L., Reynolds, M., Crossa, J., Lobell, D.B., 2013. An assessment of wheat yield sensitivity and breeding gains in hot environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 1471-2954.
- Grant, R.F., Kimball, B.A., Conley, M.M., White, J.W., Wall, G.W., Ottman, M.J., 2011. Controlled warming effects on wheat growth and yield: field measurements and modeling. *Agron. J.* 103, 1742-1754.
- Grieve, C.M., Francois, L.E., 1992. The importance of initial seed size in wheat plant response to salinity. *Plant Soil* 147, 197-205.
- Gualano, N.A., Benez-Arnold, R.L., 2009. Predicting pre-harvest sprouting susceptibility in barley: looking for “sensitivity windows” to temperature throughout grain filling in various commercial cultivars. *Field Crops Res.* 114, 35-44.
- Hakala, K., Jauhiainen, L., Himanen, S.J., Rötter, R., Salo, T., Kahiluoto, H., 2012. Sensitivity of barley varieties to weather in Finland. *J. Agric. Sci.* 150, 145-160.
- Hall, A.J., Rebella, C.M., Ghera, C.M., Culot, J.P., 1992. Field-crop systems of the Pampas. In: Pearson, C.J. (Ed.), *Field Crop Ecosystems: Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam, Holland, pp. 413-450.
- Haylock, M.R., Peterson, M.C., Alves, L.M., Ambrizzi, T., Anuncição, Y.M.T., Baez, J., Barros, V.R., Berlatto, M.A., Bidegain, M., Coronel, G., Corradi, V., Garcia, V.J., Grimm, A.M., Karoly, D., Marengo, J.A., Marino, M.B., Moncunill, D.F., Nechet, D., Quintana, J., Rebello, E., Rusticucci,

- M., Santos, J.L., Trebejo, I., Vincent, L.A., 2006. Trends in total and extreme South American rainfall in 1960–2000 and links with Sea Surface Temperature. *J. Climate* 19, 1490-1512.
- Holzworth, D.P., Huth, N.I., deVoil, P.G., Zurcher, E.J., Herrmann, N.I., McLean, G., Chenu, K., van Oosterom, E.J., Snow, V., Murphy, C., Moore, A.D., Brown, H., Whish, J.P.M., Verrall, S., Fainges, J., Bell, L.W., Peake, A.S., Poulton, P.L., Hochman, Z., Thorburn, P.J., Gaydon, D.S., Dalgliesh, N.P., Rodriguez, D., Cox, H., Chapman, S., Doherty, A., Teixeira, E., Sharp, J., Cichota, R., Vogeler, I., Li, F.Y., Wang, E., Hammer, G.L., Robertson, M.J., Dimes, J.P., Whitbread, A.M., Hunt, J., van Rees, H., McClelland, T., Carberry, P.S., Hargreaves, J.N.G., MacLeod, N., McDonald, C., Harsdorf, J., Wedgwood, S., Keating, B.A., 2014. APSIM – Evolution towards a new generation of agricultural systems simulation. *Environmental Modelling & Software* 62, 327-350.
- Hoogenboom, G., White, J.W., Messina, C.D., 2004. From genome to crop: integration through simulation modeling. *Field Crops Res.* 90, 145-163.
- Howden, S.M., Soussana, J.-F., Tubiello, F.N., Chhetri, N., Dunlop, M., Meinke, H., 2007. Adapting agriculture to climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 19691-19696.
- INASE, 2016. Red de Ensayos Comparativos de Variedades de Trigo http://www.inase.gov.ar/index.php?option=com_content&view=article&id=102&Itemid=91. INASE, Buenos Aires, Argentina.
- INTA, 2016. Red Nacional de Cebada Cervecera <http://inta.gob.ar/documentos/red-nacional-de-cebada-cervecera-%E2%80%93-campana-2015>. INTA EEA Bordenave, Bordenave, Argentina.
- IPCC, 2014. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Izquierdo, N., Aguirrezábal, L., Andrade, F., Pereyra, V., 2002. Night temperature affects fatty acid composition in sunflower oil depending on the hybrid and the phenological stage. *Field Crops Res.* 77, 115-126.
- Jones, J.W., Hoogenboom, G., Porter, C.H., Boote, K.J., Batchelor, W.D., Hunt, L.A., Wilkens, P.W., Singh, U., Gijsman, A.J., Ritchie, J.T., 2003. The DSSAT cropping system model. *Eur. J. Agron.* 18, 235-265.
- Katz, R.W., Craigmille, P.F., Guttorp, P., Haran, M., Sanso, B., Stein, M.L., 2013. Uncertainty analysis in climate change assessments. *Nature Clim. Change* 3, 769-771.
- Keating, B.A., Carberry, P.S., Hammer, G.L., Probert, M.E., Robertson, M.J., Holzworth, D., Huth, N.I., Hargreaves, J.N.G., Meinke, H., Hochman, Z., McLean, G., Verburg, K., Snow, V., Dimes, J.P., Silburn, M., Wang, E., Brown, S., Bristow, K.L., Asseng, S., Chapman, S., McCown, R.L., Freebairn, D.M., Smith, C.J., 2003. An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *Eur. J. Agron.* 18, 267-288.
- Kimball, B.A., 2005. Theory and performance of an infrared heater for ecosystem warming. *Global Change Biol.* 11, 2041-2056.
- Kimball, B.A., Conley, M.M., Wang, S., Lin, X., Luo, C., Morgan, J., Smith, D., 2008. Infrared heater arrays for warming ecosystem field plots. *Global Change Biol.* 14, 309-320.
- Kirby, E.J.M., 1988. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Res.* 18, 127-140.
- Klein Tank, A.M.G., Peterson, T.C., Quadir, D.A., Dorji, S., Zou, X., Tang, H., Santhosh, K., Joshi, U.R., Jaswal, A.K., Kolli, R.K., Sikder, A.B., Deshpande, N.R., Revadekar, J.V., Yeleuova, K., Vandasheva, S., Faleyeva, M., Gomboluudev, P., Budhathoki, K.P., Hussain, A., Afzaal, M., Chandrapala, L., Anvar, H., Amanmurad, D., Asanova, V.S., Jones, P.D., New, M.G., Spektorman, T., 2006. Changes in daily temperature and precipitation extremes in central and south Asia. *J. Geophys. Res.: Atmos.* 111, D16105.
- Lamari, L., 2002. ASSESS: Image Analysis Software for Plant Disease Quantification. APS, University of Manitoba, Winnipeg, Canada.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L., 2008. Plant physiological ecology. Springer, New York, USA.

- Langer, R.H.M., Hanif, M., 1973. A study of floret development in wheat (*Triticum aestivum* L.). Ann. Bot. (Lond.) 37, 743-751.
- Legendre, P., 2013. lmodel2: Model II Regression. R Package Version 1.7-1. Departement de Sciences Biologiques, Université de Montréal, Montréal, Canada.
- Lizana, X.C., Calderini, D.F., 2013. Yield and grain quality of wheat in response to increased temperatures at key periods for grain number and grain weight determination: considerations for the climatic change scenarios of Chile. J. Agric. Sci. 151, 209-221.
- Lobell, D.B., Bonfils, C., Duffy, P.B., 2007. Climate change uncertainty for daily minimum and maximum temperatures: A model inter-comparison. Geophys. Res. Lett. 34, L05715.
- Lobell, D.B., Burke, M.B., 2008. Why are agricultural impacts of climate change so uncertain? the importance of temperature relative to precipitation. Environ. Res. Lett. 3.
- Lobell, D.B., Field, C.B., 2007. Global scale climate-crop yield relationships and the impacts of recent warming. Environ. Res. Lett. 2, 14002.
- Lobell, D.B., Ortiz-Monasterio, J.I., 2007. Impacts of day versus night temperatures on spring wheat yields: a comparison of empirical and CERES model predictions in three locations. Agron. J. 99, 469-477.
- Lobell, D.B., Ortiz-Monasterio, J.I., Asner, G.P., Matson, P.A., Naylor, R.L., Falcon, W.P., 2005. Analysis of wheat yield and climatic trends in Mexico. Field Crops Res. 94, 250-256.
- Lobell, D.B., Schlenker, W., Costa-Roberts, J., 2011. Climate trends and global crop production since 1980. Science 333, 616-620.
- López-Castañeda, C., Richards, R.A., 1994. Variation in temperate cereals in rainfed environments I. Grain yield, biomass and agronomic characteristics. Field Crops Res. 37, 51-62.
- Magrin, G., García, C.G., Choque, D.C., Giménez, J.C., Moreno, A.R., Nagy, G.J., Nobre, C., Villamizar, A., 2007. Latin America. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. In: Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., Linden, P.J.v.d., Hanson, C.E. (Eds.), Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 581-615.
- Magrin, G., Travasso, M., Rodríguez, G., 2005. Changes in climate and crop production during the 20th century in Argentina. Clim. Change 72, 229-249.
- Magrin, G.O., Hall, A.J., Baldy, C., Grondona, M.O., 1993. Spatial and interannual variations in the photothermal quotient: implications for the potential kernel number of wheat crops in Argentina. Agric. For. Meteorol. 67, 29-41.
- Magrin, G.O., Travasso, M.I., Rodríguez, G.R., Solman, S., Nunez, M., 2009. Climate change and wheat production in Argentina. Int. J. Global Warming 1, 214-226.
- Manunta, P., Kirkham, M.B., 1996. Respiration and growth of sorghum and sunflower under predicted increased night temperatures. J. Agron. Crop Sci. 176, 267-274.
- Meinke, H., Nelson, R., Kokic, P., Stone, R., Selvaraju, R., Baethgen, W., 2006. Actionable climate knowledge: from analysis to synthesis. Clim. Res. 33, 101-110.
- Menéndez, F.J., Satorre, E.H., 2007. Evaluating wheat yield potential determination in the Argentine Pampas. Agric. Sys. 95, 1-10.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-KÜbler, K., Bissolli, P., BraslavskÁ, O.G., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatzak, K., MÅGe, F., Mestre, A., Nordli, Ø., PeÑUelas, J., Pirinen, P., RemiŠOvÁ, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.-E., Zach, S., Züst, A.N.A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. Global Change Biol. 12, 1969-1976.
- Mercau, J.L., Nasetto, M.D., Bert, F., Giménez, R., Jobbágy, E.G., 2016. Shallow groundwater dynamics in the Pampas: Climate, landscape and crop choice effects. Agric. Water Manag. 163, 159-168.
- Miralles, D.J., Alzueta, I., Abeledo, L.G., Serrago, R.A., García, G.A., Fernández Long, M.E., 2014. Modelos CRONOS “on Line”. In: INPI (Ed.), cronos.agro.uba.ar. CONICET and UBA, Argentina.

- Miralles, D.J., Richards, R.A., Slafer, G.A., 2000. Duration of the stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 27, 931-940.
- Miralles, D.J., Slafer, G.A., 1995a. Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Res.* 43, 55-66.
- Miralles, D.J., Slafer, G.A., 1995b. Yield, biomass and yield components in dwarf, semi-dwarf and tall isogenic lines of spring wheat under recommended and late sowing dates. *Plant Breed.* 114, 392-396.
- Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2007. Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced? *J. Agric. Sci.* 145, 139-149.
- Miralles, D.J., Spinedi, M.V., Abeledo, L.G., Abelleira, D., 2007. Variability on photoperiod responses in Argentinean wheat cultivars differing in length of crop cycle. In: Buck, H.T., Nisi, J.E., Salomón, N. (Eds.), *Wheat Production in Stressed Environments. Proceedings of the 7th International Wheat Conference*. Springer, Mar del Plata (Argentina), pp. 599-609.
- Mitchell, R.A.C., Lawlor, D.W., Mitchell, V.J., Gibbard, C.L., White, E.M., Porter, J.R., 1995. Effects of elevated CO₂ concentration and increased temperature on winter wheat: test of ARCWHEAT1 simulation model. *Plant Cell Environ.* 18, 736-748.
- Mohammed, A.-R., Tarpley, L., 2009. Impact of high nighttime temperature on respiration, membrane stability, antioxidant capacity, and yield of rice plants. *Crop Sci.* 49, 313-322.
- Mohammed, A.R., Tarpley, L., 2010. Effects of high night temperature and spikelet position on yield-related parameters of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Eur. J. Agron.* 33, 117-123.
- Monteith, J.L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281, 277-294.
- Monzon, J.P., Sadras, V.O., Abbate, P.A., Caviglia, O.P., 2007. Modelling management strategies for wheat-soybean double crops in the south-eastern Pampas. *Field Crops Res.* 101, 44-52.
- Moot, D.J., Henderson, A.L., Porter, J.R., Semenov, M.A., 1996. Temperature, CO₂ and the growth and development of wheat: changes in the mean and variability of growing conditions. *Clim. Change* 33, 351-368.
- Nicholls, N., 1997. Increased Australian wheat yield due to recent climate trends. *Nature* 387, 484-485.
- Oram, P.A., 1985. Sensitivity of agricultural production to climatic change. *Clim. Change* 7, 129-152.
- Ortiz de Zárate, M.I., Ramayon, J.J., Rolla, A.L., 2015. Agricultura y ganadería. Impacto y vulnerabilidad al cambio climático. Posibles medidas de adaptación. Tercera Comunicación Nacional de la República Argentina a la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático. Jefatura de Gabinete de Ministros. Preidencia de la Nación, Buenos Aires, Argentina, p. 223.
- Ottman, M.J., Kimball, B.A., White, J.W., Wall, G.W., 2012. Wheat growth response to increased temperature from varied planting dates and supplemental infrared heating. *Agron. J.* 104, 7-16.
- Parent, B., Tardieu, F., 2012. Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytol.* 194, 760-774.
- Parent, B., Tardieu, F., 2014. Can current crop models be used in the phenotyping era for predicting the genetic variability of yield of plants subjected to drought or high temperature? *J. Exp. Bot.* 65, 6179-6189.
- Parry, M.A.J., Reynolds, M., Salvucci, M.E., Raines, C., Andralojc, P.J., Zhu, X.-G., Price, G.D., Condon, A.G., Furbank, R.T., 2011. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. *J. Exp. Bot.* 62, 453-467.
- Passarella, V., Savin, R., Slafer, G., 2005. Breeding effects on sensitivity of barley grain weight and quality to events of high temperature during grain filling. *Euphytica* 141, 41-48.
- Passioura, J.B., 2010. Scaling up: the essence of effective agricultural research. *Funct. Plant Biol.* 37, 585-591.

- Paulescu, M., Stefu, N., Calinoiu, D., Paulescu, E., Pop, N., Boata, R., Mares, O., 2016. Ångström–Prescott equation: Physical basis, empirical models and sensitivity analysis. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 62, 495-506.
- Peltonen-Sainio, P., Jauhiainen, L., Hakala, K., 2009. Climate change and prolongation of growing season: changes in regional potential for field crop production in Finland. *Agr. Food Sci.* 18, 171-190.
- Peltonen-Sainio, P., Jauhiainen, L., Trnka, M., Olesen, J.E., Calanca, P., Eckersten, H., Eitzinger, J., Gobin, A., Kersebaum, K.C., Kozyra, J., Kumar, S., Marta, A.D., Micale, F., Schaap, B., Seguin, B., Skjelvåg, A.O., Orlandini, S., 2010. Coincidence of variation in yield and climate in Europe. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 483-489.
- Peltonen-Sainio, P., Kangas, A., Salo, Y., Jauhiainen, L., 2007. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: Evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Res.* 100, 179-188.
- Peng, S., Huang, J., Sheehy, J.E., Laza, R.C., Visperas, R.M., Zhong, X., Centeno, G.S., Khush, G.S., Cassman, K.G., 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101, 9971-9975.
- Penning de Vries, F.W.T., Witlage, J.M., Kremer, D., 1979. Rates of respiration and of increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, to water stress and to their sugar content. *Ann. Bot.* 44, 595-609.
- Peraudeau, S., Roques, S., O. Quiñones, C., Fabre, D., Van Rie, J., Ouwerkerk, P.B.F., Jagadish, K.S.V., Dingkuhn, M., Lafarge, T., 2015. Increase in night temperature in rice enhances respiration rate without significant impact on biomass accumulation. *Field Crops Res.* 171, 67-78.
- Peters, D.B., Pendleton, J.W., Hageman, R.H., Brown, C.M., 1971. Effect of night air temperature on grain yield of corn, wheat, and soybeans. *Agron. J.* 63, 809.
- Podestá, G.P., Messina, C.D., Grondona, M.O., Magrin, G.O., 1999. Associations between grain crop yields in Central-Eastern Argentina and El Niño-Southern oscillation. *Journal of Applied Meteorology* 38, 1488-1498.
- Porter, J.R., Gawith, M., 1999. Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *Eur. J. Agron.* 10, 23-36.
- Porter, J.R., Semenov, M.A., 2005. Crop responses to climatic variation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 360, 2021-2035.
- Prasad, P.V.V., Djanaguiraman, M., 2011. High night temperature decreases leaf photosynthesis and pollen function in grain sorghum. *Funct. Plant Biol.* 38, 993-1003.
- Prasad, P.V.V., Djanaguiraman, M., 2014. Response of floret fertility and individual grain weight of wheat to high temperature stress: sensitive stages and thresholds for temperature and duration. *Funct. Plant Biol.* 41, 1261-1269.
- Prasad, P.V.V., Pisipati, S.R., Ristic, Z., Bukovnik, U., Fritz, A.K., 2008. Impact of nighttime temperature on physiology and growth of spring wheat. *Crop Sci.* 48, 2372-2380.
- Prystupa, P., Savin, R., Slafer, G.A., 2004. Grain number and its relationship with dry matter, N and P in the spikes at heading in response to N×P fertilization in barley. *Field Crops Res.* 90, 245-254.
- Rabbinge, R., 1993. The ecological background of food production. *Crop protection and sustainable agriculture. Ciba Foundation Symposium* 177. John Wiley & Sons, Chichester, UK, pp. 2-29.
- Rathey, A., Shorter, R., Chapman, S., Dreccer, F., Herwaarden, A.v., 2009. Variation for and relationships among biomass and grain yield component traits conferring improved yield and grain weight in an elite wheat population grown in variable yield environments. *Crop Pasture Sci.* 60, 717-729.
- Reynolds, M., Foulkes, J., Furbank, R., Griffiths, S., King, J., Murchie, E., Parry, M., Slafer, G., 2012. Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environ.* 35, 1799-1823.
- Richards, R.A., 1992. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics. *Aust. J. Agric. Res.* 43, 517-527.

- Richards, R.A., 1996. Increasing the yield potential of wheat: manipulating sources and sinks. In: Reynolds, M.P., Rajaram, S., McNab, A. (Eds.), *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*. CIMMYT, Ciudad Obregón (Mexico), pp. 134-149.
- Richards, R.A., 2000. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J. Exp. Bot.* 51, 447-458.
- Rusticucci, M., 2012. Observed and simulated variability of extreme temperature events over South America. *Atmospheric Research* 106, 1-17.
- Rusticucci, M., Penalba, O., 2000. Interdecadal changes in the precipitation seasonal cycle over Southern South America and their relationship with surface temperature. *Clim. Res.* 16, 1-15.
- Sadras, V., Dreccer, M.F., 2015. Adaptation of wheat, barley, canola, field pea and chickpea to the thermal environments of Australia. *Crop Pasture Sci.* 66, 1137-1150.
- Sadras, V.O., 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Res.* 100, 125-138.
- Sadras, V.O., Monzon, J.P., 2006. Modelled wheat phenology captures rising temperature trends: Shortened time to flowering and maturity in Australia and Argentina. *Field Crops Res.* 99, 136-146.
- Sadras, V.O., Rebetzke, G.J., 2013. Plasticity of wheat grain yield is associated with plasticity of ear number. *Crop Pasture Sci.* 64, 234-243.
- Sadras, V.O., Richards, R.A., 2014. Improvement of crop yield in dry environments: benchmarks, levels of organisation and the role of nitrogen. *J. Exp. Bot.* 65, 1981-1995.
- Sadras, V.O., Vadez, V., Purushothaman, R., Lake, L., Marrou, H., 2015. Unscrambling confounded effects of sowing date trials to screen for crop adaptation to high temperature. *Field Crops Res.* 177, 1-8.
- Saini, H.S., Aspinall, D., 1982. Abnormal sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) induced by short periods of high temperature. *Ann. Bot. (Lond.)* 49, 835-846.
- Satorre, E.H., 2011. Recent changes in pampean agriculture: possible new avenues in coping with global change challenges. In: Araus, J.L., Slafer, G.A. (Eds.), *Crop Stress Management and Global Climate Change*. CABI, Wallingford, UK, pp. 47-57.
- Savin, R., Stone, P., Nicolas, M., 1996. Responses of grain growth and malting quality of barley to short periods of high temperature in field studies using portable chambers. *Aust. J. Agric. Res.* 47, 465-477.
- Savin, R., Stone, P.J., Nicolas, M.E., Wardlaw, I.F., 1997. Grain growth and malting quality of barley. 1. Effects of heat stress and moderately high temperature. *Aust. J. Agric. Res.* 48, 615-624.
- Schmidt, F., Bert, F., Claus, F., Nollas, F., Skansi, M., Herrera, N., Podestá, G., 2015. Estimación de radiación solar diaria a partir de diferentes variables meteorológicas. *Congremet XII. Centro Argentino de Meteorólogos, Mar del Plata, Argentina*.
- Serrago, R.A., Alzueta, I., Savin, R., Slafer, G.A., 2013. Understanding grain yield responses to source-sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crops Res.* 150, 42-51.
- Serrago, R.A., Carretero, R., Bancal, M.O., Miralles, D.J., 2009. Foliar diseases affect the eco-physiological attributes linked with yield and biomass in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Eur. J. Agron.* 31, 195-203.
- Serrago, R.A., Carretero, R., Bancal, M.O., Miralles, D.J., 2011. Grain weight response to foliar diseases control in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 120, 352-359.
- Serrago, R.A., Miralles, D.J., 2014. Source limitations due to leaf rust (caused by *Puccinia triticina*) during grain filling in wheat. *Crop Pasture Sci.* 65, 185-193.
- Serrago, R.A., Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2008. Floret fertility in wheat as affected by photoperiod during stem elongation and removal of spikelets at booting. *Eur. J. Agron.* 28, 301-308.
- Sillmann, J., Kharin, V.V., Zhang, X., Zwiers, F.W., Bronaugh, D., 2013a. Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble: Part 1. Model evaluation in the present climate. *J. Geophys. Res.: Atmos.* 118, 1716-1733.

- Sillmann, J., Kharin, V.V., Zwiers, F.W., Zhang, X., Bronaugh, D., 2013b. Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble: Part 2. Future climate projections. *J. Geophys. Res.: Atmos.* 118, 2473-2493.
- Sinclair, T.R., Muchow, R.C., 1999. Radiation use efficiency. In: Donald, L.S. (Ed.), *Adv. Agron.* Academic Press, San Diego, USA, pp. 215-265.
- Slafer, G.A., 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142, 117-128.
- Slafer, G.A., Abeledo, L.G., Miralles, D.J., Gonzalez, F.G., Whitechurch, E.M., 2001. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to raise potential yield in wheat. *Euphytica* 119, 191-197.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1989. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum*) yield in Argentina. *Field Crops Res.* 21, 289-296.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H., Satorre, E.H., 1990. Genetic-improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain-yield. *Field Crops Res.* 23, 255-263.
- Slafer, G.A., Elia, M., Savin, R., García, G.A., Terrile, I.I., Ferrante, A., Miralles, D.J., González, F.G., 2015. Fruiting efficiency: an alternative trait to further rise wheat yield. *Food and Energy Security* 4, 92-109.
- Slafer, G.A., Miralles, D.J., 1992. Green area duration during the grain filling period of an Argentine wheat cultivar as influenced by sowing date, temperature and sink strength. *J. Agron. Crop Sci.* 168, 191-200.
- Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Aust. J. Plant Physiol.* 21, 393-426.
- Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1995a. Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant Cell Environ.* 18, 671-679.
- Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1995b. Rates and cardinal temperatures for processes of development in wheat: effects of temperature and thermal amplitude. *Aust. J. Plant Physiol.* 22, 913-926.
- Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1996. Thermal amplitude does not change rate of development in wheat. *Cereal Res. Commun.* 24, 69-75.
- Slafer, G.A., Satorre, E.H., Andrade, F.H., 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In: Slafer, G.A. (Ed.), *Genetic improvement of field crops*. Marcel Dekker, Inc., New York, USA, pp. 1-68.
- Slafer, G.A., Savin, R., 1991. Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum*). *J. Exp. Bot.* 42, 1077-1082.
- Slafer, G.A., Savin, R., 1994. Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Res.* 37, 39-49.
- Slafer, G.A., Savin, R., Sadras, V.O., 2014. Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Res.* 157, 71-83.
- Slafer, G.A., Whitechurch, E.M., 2001. Manipulating wheat development to improve adaptation. In: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (Eds.), *Application of physiology in wheat breeding*. CIMMYT, Mexico, DF., pp. 160-170.
- SoilSurveyStaff, 2014. Soil taxonomy: A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys. 2nd edition. Handbook 436. Natural Resources Conservation Service. U.S. Department of Agriculture Handbook 436. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, DC., p. 886.
- Stöckle, C.O., Kemanian, A.R., 2009. Crop radiation capture and use efficiency: a framework for crop growth analysis. In: Sadras, V.O., Calderini, D.F. (Eds.), *Crop physiology: applications for genetic improvement and agronomy*. Academic Press, USA, pp. 145-170.
- Stone, P.J., 2001. The effects of heat stress on cereal yield and quality. In: Basra, A.S. (Ed.), *Crop responses and adaptations to temperature stress*. Food Product Press, NY, USA, pp. 243-291.

- Stone, P.J., Savin, R., Wardlaw, I.F., Nicolas, M.E., 1995. The influence of recovery temperature on the effects of a brief heat shock on wheat. I. Grain growth. *Aust. J. Plant Physiol.* 22, 945-954.
- Stratonovitch, P., Semenov, M.A., 2015. Heat tolerance around flowering in wheat identified as a key trait for increased yield potential in Europe under climate change. *J. Exp. Bot.*
- Taiz, L., Zeiger, E., 2002. *Plant physiology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA.
- Tao, F., Yokozawa, M., Liu, J., Zhang, Z., 2008. Climate–crop yield relationships at provincial scales in China and the impacts of recent climate trends. *Clim. Res.* 38, 83-94.
- Tashiro, T., Wardlaw, I.F., 1989. A comparison of the effect of high temperature on grain development in wheat and rice. *Ann. Bot.* 64, 59-65.
- Thomashow, M.F., 2001. So what's new in the field of plant cold acclimation? Lots! *Plant Physiol.* 125, 89-93.
- Tian, Y., Zheng, C., Chen, J., Chen, C., Deng, A., Song, Z., Zhang, B., Zhang, W., 2014. Climatic warming increases winter wheat yield but reduces grain nitrogen concentration in East China. *PLoS ONE* 9, e95108.
- Ugarte, C., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2007. Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Res.* 100, 240-248.
- van Ittersum, M.K., Rabbinge, R., 1997. Concepts in production ecology for analysis and quantification of agricultural input-output combinations. *Field Crops Res.* 52, 197-208.
- Vargas, W.M., Minetti, J.L., Poblete, A.G., 2002. Low-frequency oscillations in climatic and hydrological variables in southern South America's tropical-subtropical regions. *Theor. Appl. Clim.* 72, 29-40.
- Verdin, A., Rajagopalan, B., Kleiber, W., Podestá, G., Bert, F., *in press*. A conditional stochastic weather generator for seasonal to multi-decadal simulations. *Journal of Hydrology*.
- Vincent, L.A., Mekis, É., 2006. Changes in Daily and Extreme Temperature and Precipitation Indices for Canada over the Twentieth Century. *Atmosphere-Ocean* 44, 177-193.
- Vose, R.S., Easterling, D.R., Gleason, B., 2005. Maximum and minimum temperature trends for the globe: An update through 2004. *Geophys. Res. Lett.* 32, 1-5.
- Wang, B., Liu, D.L., Asseng, S., Macadam, I., Yu, Q., 2015. Impact of climate change on wheat flowering time in eastern Australia. *Agric. For. Meteorol.* 209–210, 11-21.
- Wardlaw, I., Sofield, I., Cartwright, P., 1980. Factors limiting the rate of dry matter accumulation in the grain of wheat grown at high temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 7, 387 - 400.
- Wardlaw, I.F., Wrigley, C.W., 1994. Heat tolerance in temperate cereals: an overview *Aust. J. Plant Physiol.* 21, 695-703.
- Wheeler, T.R., Batts, G.R., Ellis, R.H., Hadley, P., Morison, J.I.L., 1996a. Growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum*) crops in response to CO₂ and temperature. *J. Agric. Sci.* 127, 37-48.
- Wheeler, T.R., Craufurd, P.Q., Ellis, R.H., Porter, J.R., Vara Prasad, P.V., 2000. Temperature variability and the yield of annual crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* 82, 159-167.
- Wheeler, T.R., Hong, T.D., Ellis, R.H., Batts, G.R., Morison, J.I.L., Hadley, P., 1996b. The duration and rate of grain growth, and harvest index, of wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to temperature and CO₂. *J. Exp. Bot.* 47, 623-630.
- White, J.W., Kimball, B.A., Wall, G.W., Ottman, M.J., Hunt, L.A., 2011. Responses of time of anthesis and maturity to sowing dates and infrared warming in spring wheat. *Field Crops Res.* 124, 213-222.
- Whitechurch, E.M., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2007. Variability in the duration of stem elongation in wheat and barley genotypes. *J. Agron. Crop Sci.* 193, 138-145.
- Yemm, E.W., Willis, A.J., 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem. J.* 57, 508-514.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res. (Oxf.)* 14, 415-421.

- Zhang, Y., Feng, L., Wang, E., Wang, J., Li, B., 2012. Evaluation of the APSIM-Wheat model in terms of different cultivars, management regimes and environmental conditions. *Can. J. Plant Sci.* 92, 937-949.
- Zheng, B., Chapman, S.C., Christopher, J.T., Frederiks, T.M., Chenu, K., 2015. Frost trends and their estimated impact on yield in the Australian wheatbelt. *J. Exp. Bot.*
- Zheng, B., Chenu, K., Fernanda Dreccer, M., Chapman, S.C., 2012. Breeding for the future: what are the potential impacts of future frost and heat events on sowing and flowering time requirements for Australian bread wheat (*Triticum aestivium*) varieties? *Global Change Biol.* 18, 2899-2914.
- Ziska, L., Manalo, P., 1996. Increasing night temperature can reduce seed set and potential yield of tropical rice. *Funct. Plant Biol.* 23, 791-794.